Beitrag zur Kenntnis der Entwicklung von Salamandra salamandra L. mit besonderer Berücksichtigung der Winterphase, der Metamorphose und des Verhaltens der Schilddrüse (Glandula thyreoidea).

INAUGURALDISSERTATION

ZUR

ERLANGUNG DER PHILOSOPHISCHEN DOKTORWÜRDE
VORGELEGT DER
PHILOSOPHISCH-NATURWISSENSCHAFTLICHEN FAKULTÄT
DER UNIVERSITÄT BASEL

von

Paul GASCHE
aus **BOLKEN** (Kt. Solothurn)

GENÈVE
IMPRIMERIE A. KUNDIG

1939

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41546708_0026

Beitrag zur Kenntnis der Entwicklung von Salamandra salamandra L. mit besonderer Berücksichtigung der Winterphase, der Metamorphose und des Verhaltens der Schilddrüse (Glandula thyreoidea).

INAUGURALDISSERTATION

ZUR

ERLANGUNG DER PHILOSOPHISCHEN DOKTORWÜRDE
VORGELEGT DER
PHILOSOPHISCH-NATURWISSENSCHAFTLICHEN FAKULTÄT
DER UNIVERSITÄT BASEL

von

Paul GASCHE
aus **BOLKEN** (Kt. Solothurn)

GENÈVE
IMPRIMERIE A. KUNDIG

1939

Genehmigt von der philosophisch-naturwissenschaftlichen Fakultät auf Antrag der Herren Professoren Dr. A. Portmann und Dr. Ed. Handschin.

Basel, den 28. Juni 1938.

Prof. M. Reinhard,
Dekan.

R. UNIV.
BIBLIOTHEEK
LEIDEN

Separatabdruck aus *Revue suisse de Zoologie*, Bd. 46, No. 16, Jahr 1939.

Meinen lieben Eltern gewidmet.

CURRICULUM VITAE

Am 28. Februar 1912 wurde ich, Paul Gasche, von Bolken (Kanton Solothurn), in Gerlafingen geboren als Sohn des Josef Gasche, Lehrer, und seiner Gattin Bertha geb. Kaeser.

Nach der Primarschule (1919—1925) in Gerlafingen trat ich in die Oberrealschule der Kantonsschule Solothurn ein. Nach bestandener Maturität (Herbst 1931) liess ich mich an der philosophisch-naturwissenschaftlichen Fakultät der Universität Basel immatrikulieren.

Im Frühjahr 1935 erwarb ich nach bestandener wissenschaftlicher und pädagogischer Prüfung das Solothurnische Bezirkslehrer-Patent.

Von 1937—1938 war ich 2. Assistent an der Zoologischen Anstalt der Universität. In der Zwischenzeit war ich an verschiedenen Schulen im Kanton Solothurn und in Basel als Vikar tätig.

Ich besuchte die Vorlesungen und Übungen der folgenden Herren Professoren und Dozenten: Buchner, Buxtorf, Fichter, Geiger, Geigy, Gschwind, Häberlin, Hagenbach, Handschin, Hediger, Ostrowski, Portmann, Reinhard, Rupe, Senn, Speiser, Spiess, Vischer, Wehrli und Zickendraht.

Die vorliegende Arbeit ist unter der Leitung von Herrn Prof. Dr. Ad. Portmann in den Jahren 1935 bis 1938 entstanden.

Tome 46, nº 16. — Octobre 1939.

Beitrag zur Kenntnis der Entwicklung von *Salamandra salamandra* L. mit besonderer Berücksichtigung der Winterphase, der Metamorphose und des Verhaltens der Schilddrüse (Glandula thyreoidea).

von

Paul GASCHE.

(Zoolog. Anstalt der Universität Basel)

Mit 4 Tabellen und 47 Textabbildungen.

INHALTSVERZEICHNIS.

Seite

Einleitung 405

Material und Technik 408

I. Teil.

Beschreibung der Entwicklung von Salamandra salamandra L. vom Schwanzknospenstadium bis nach der Metamorphose.

A. Beschreibung von Embryonalstadien 413

B. Mutmasslicher Entwicklungsgrad der Embryonen der Reigoldswiler-Salamander während des Sommers 420

C. Mütterlicher Anteil an der Ontogenese 422

Trockengewichtsbestimmungen 423

D. Zustand und Verhalten der Larven im Uterus während des Winters bis zur Geburt (Winterphase: Definition der Embryonal- und Larvenperiode) 424

E. Auseinandersetzung mit Kammerer's Anpassungsexperimenten 433

F. Larven- und Umwandlungsperiode:

Seite

a) Literaturübersicht 436
b) Festlegung von Stadien während der Umwandlung . 441
c) Analyse verschiedener Umwandlungsmerkmale mit Hilfe von Einzelbeobachtungen und von Messungen:. 447

1. Die Veränderung des Farbmusters 450
2. Die Umwandlung der Augen 454
3. Die Reduktion des oberen und unteren Flossensaumes 457
4. Die Reduktion der Kiemen 459
5. Die Reduktion der Lippensäume 461
6. Der Verschluss der Kiemenspalten 462
7. Das Verhalten des Kopfumrisses während der Umwandlung 462
8. Das Verhalten der Totallänge 464
9. Das Verhalten der Gular-Operkelfalte 465
10. Das Verhalten des Gewichtes 466
11. Das Verhalten der Haut (Häutungsprozess, Leydig'sche Zellen) 467
12. Nahrungsaufnahme und Kotabgabe 473
13. Sauerstoffaufnahme und das "An Land Gehen" . 474

d) Der Einfluss von Milieuveränderungen auf den Ablauf der Umwandlung:

1. "Wasserentzug" während der Praemetamorphose 478
2. "Festlandentzug" während der Metamorphose . 479
3. Einfluss des Futterentzuges bei Larvenstadien von 51 mm Länge auf den Umwandlungsprozess 480
4. Der Ablauf der Umwandlung bei Temperaturen von 24°—30° C 481
5. Der Ablauf der Umwandlung bei Temperaturen von 14°—15° C 481
6. Der Ablauf der Umwandlung bei Temperaturen von 9°—10° C 482
7. Der Ablauf der Umwandlung bei Temperaturen von 0°—5° C 483

II. Teil.

Die Entwicklung der Schilddrüse (Glandula thyreoidea) und ihr Verhalten während der Embryonalperiode, der Larvenperiode und der Umwandlung.

A. Literaturübersicht (Entwicklung der Schilddrüse) 484
B. Embryonalperiode 485

Seite

C. Larvenperiode (bis Ablage der Larven):
a) Winter- und Frühlingslarven (Winterphase) 498
b) Sommerlarven 502

D. Die Beeinflussung der Schilddrüse der verschiedenen noch ungefütterten Larvenstadien durch Hunger und Veränderung der Temperatur (experimentelle Untersuchungen) 507

E. Die Schilddrüse vom Momente der Geburt der Larven bis nach der Umwandlung:
a) Larvale Periode 513
b) Praemetamorphose 517
c) Metamorphose 518
d) Postmetamorphose 525
e) Das Verhalten der akzessorischen Schilddrüsen während der Umwandlung 528

F. Der Vorgang der Kolloidentleerung 529

Zusammenfassung 538

Literatur. 543

EINLEITUNG.

Nach dem Umfange der Literatur und der grossen Anzahl von Autoren, die sich mit dem Feuersalamander beschäftigt haben, sollte man eine möglichst genaue Kenntnis der verschiedenen Entwicklungsetappen von *Salamandra salamandra* L. annehmen dürfen. Das Studium der bestehenden Literatur bestätigt aber diese Annahme nicht. Wahrscheinlich setzte die Mehrzahl der Forscher die Kenntnis der Entwicklung dieser Art infolge der umfangreichen Salamanderliteratur voraus. Der Hauptteil der Autoren beschäftigte sich aus diesem Grunde, oder weil biologische Absonderlichkeiten sie mehr anzogen, mit der Untersuchung der Anatomie oder mit der Beobachtung des anormalen Geschehens in der Entwicklung von *Salamandra salamandra* L.

Die Tatsache, dass die Forscher den seltsameren Tierformen lange Zeit die grösste Aufmerksamkeit schenkten, tritt hier deutlich in Erscheinung. Die Embryonalstadien der biologischen Sonderform *Salamandra atra* L. sind z. B. gut beschrieben und mit photographischen Dokumenten belegt (Wunderer 1910), während die

entsprechenden Stadien der gewöhnlicheren Form *Salamandra salamandra* L. nur in grossen Zügen bekannt sind. In verschiedenen Arbeiten sind Abbildungen von Embryonen vorhanden; doch geben dieselben nur Teilansichten, die für die genaue Bestimmung der Embryonalstadien nicht ausreichen.

Verschiedene Autoren sind der Ansicht, dass die Larven bereits im Spätherbst im Uterus [1] ausgewachsen seien und erst im folgenden Frühling abgelegt werden. Francis (1934) schreibt z. B. in seiner Monographie über die Anatomie des Feuersalamanders (S. 6): "The embryos developing from the eggs fertilized in June have attained full maturity by the autumn". Das Verhalten der Larven im Uterus während des Winters wurde aber nie eingehend untersucht. Auch nach dem Grunde des Zurückhaltens im Uterus während des Winters wurde meines Wissens nie geforscht. Ebenso ist der Ablauf der Metamorphose der Larven nur oberflächlich beschrieben. Die während der Umwandlung in das Farbkleid des erwachsenen Salamanders sich abspielende Umfärbung ist, weil am augenfälligsten, am eingehendsten beschrieben worden. Alle anderen äusseren Veränderungen der Salamanderlarve und ihr zeitlicher Ablauf während der Metamorphose sind aber in ihrer Gesamtheit noch nicht bekannt. Auch fehlt in der Literatur eine genaue Festlegung von Metamorphosestadien des Feuersalamanders. Missverständnisse und Unklarheiten infolge subjektiver Bezeichnung des Metamorphosegrades sind häufig.

Im I. Teile der hier vorliegenden Arbeit wurde deshalb versucht, die Kenntnis der Entwicklung von *Salamandra salamandra* L. (im Folgenden als *S. sal.* bezeichnet) zu erweitern. Besonderes Augenmerk wurde dabei der Winterphase und der Metamorphose der Larven geschenkt. Die Beschreibung von Embryonal-, Larven- und Umwandlungsstadien soll dazu beitragen, die verschiedenen Entwicklungsphasen von *S. sal.* präzisieren zu können. Im Zusammenhange mit diesen Untersuchungen werden noch einzelne Teilprobleme geklärt (z. B. mutmasslicher Entwicklungsgrad der Embryonen während des Sommers, mütterlicher Anteil an der Ontogenese, Auseinandersetzung mit Kammerer's Anpassungsexperimenten).

---

[1] An Stelle des Ausdruckes Ovidukt verwende ich in der vorliegenden Arbeit die im deutschen Sprachgebiet übliche Bezeichnung Uterus.

Im II. Teile dieser Studie wurde der grossen Bedeutung wegen das Verhalten der Schilddrüse im Lebenszyklus (bis nach der Metamorphose) von *S. sal.* dargestellt. Es erübrigt sich, eingehend auf die Wichtigkeit des endokrinen Systems, speziell der Schilddrüse, für das Zustandekommen der Metamorphose einzutreten. Ich verweise auf die zusammenfassende Arbeit von Marx (1935): „Bedingungen für die Metamorphose des Axolotls".

Die Tatsache, dass ohne Schilddrüsenhormon die Umwandlung der Amphibien nicht zu Stande kommt, gab Anlass zu ungezählten experimentellen Untersuchungen. Die unterschiedlichen, widersprechenden Befunde an Urodelen sind besonders auf 2 Mängel zurückzuführen:

1. Das Normalverhalten der Schilddrüse im Lebenszyklus der betreffenden Arten war nicht genügend untersucht.
2. Die für die Versuche verwendeten Arten sind in Bezug auf den Metamorphoseablauf nicht gleichwertig.

Auf Grund dieser allgemeinen Erkenntnis wird nun in neuester Zeit dem Normalverhalten der Schilddrüse bei den Amphibien erhöhte Beachtung geschenkt und somit das Fundament für weitere experimentelle Untersuchungen gelegt: Sklower (1925) untersuchte *Rana temporaria* L., Uhlenhuth (1927): *Ambystoma opacum*, Grant (1930 u. 1931): *Ambystoma opacum* und *jeffersonianum* und Meisenheimer (1936): *Rana temporaria* L. (adulte Phase).

Europäische Urodelen waren bis heute noch nicht Gegenstand eingehender Untersuchungen, und doch wäre die vivipare Form *Salamandra salamandra* L. als Vergleich mit den beiden untersuchten amerikanischen Salamandern von grosser Bedeutung, da sie sich innerhalb der Urodelen durch einen besonders regelmässigen, harmonischen Ablauf der Metamorphose und durch die Viviparität auszeichnet.

So erschien es als interessante Aufgabe, die Entwicklung und das Verhalten der Schilddrüse von *S. sal.* in den verschiedenen Entwicklungsphasen zu verfolgen. Kuhn (1933) und Hartwig (1936) benutzten Embryonen und Larven des Feuersalamanders zu experimentellen Untersuchungen. Da besonders Hartwig zu Ergebnissen gelangte, die im Widerspruch zum Normalverhalten der Schilddrüse stehen, untersuchte ich ebenfalls noch die Abhängig-

keit der Schilddrüsenstruktur von der Wassertemperatur und den Einfluss des Hungerns auf die Schilddrüse.

Das Verhalten der Schilddrüse von *S. sal.* während der Umwandlung erlaubte mir auch, auf den Vorgang der Kolloidentleerung näher einzutreten und zu den bestehenden Auffassungen über die Funktion Stellung zu nehmen.

Es ist mir eine angenehme Pflicht, an dieser Stelle meinem verehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. A. Portmann für die umsichtige Leitung der Untersuchungen herzlich zu danken. Ebenfalls sei hier den Herren Professoren Dr. R. Geigy und Dr. Ed. Handschin für ihr stetes Interesse, das sie meiner Arbeit entgegengebracht haben, gedankt.

MATERIAL UND TECHNIK.

a) *Herkunft der Salamander.*

Mit Ausnahme von 15 trächtigen Salamanderweibchen vom Solling (Westfalen) stammt mein gesamtes Material aus der Umgebung von Reigoldswil im Basler Jura (500 m ü. M.). Sämtliche in die Untersuchung einbezogenen Tiere gehören der Subspezies *Salamandra salamandra* forma od. var. *taeniata* Dürigen an.

Das einzige äussere Unterscheidungsmerkmal der Geschlechter, nämlich platte, abgeflachte Kloakenregion des Weibchens gegenüber der durch die Kloakendrüsen (Francis, 1934: cloacal gland) vorgewölbten Kloakenregion des Männchens, ist nicht immer scharf abgrenzbar, und deshalb schickten mir meine Sammler in Reigoldswil stets alle grösseren Salamander.

Schreiber (1875), Benecke (1880), Kaufman (1913) u. a. machen Angaben über die Verteilung der Geschlechter in den ihnen zugesandten Salamanderfunden. Schreiber kommt in der "Herpetologia europaea" zum Schluss, dass die Weibchen die Männchen an Zahl weitaus überwiegen, die letzteren gehören sogar zu den Seltenheiten. Benecke erhielt von Mitte Mai bis Mitte September in ungefähr 8 bis 14 tägigen Pausen ca. 600 Salamander aus dem Harz, dem Riesengebirge, aus Thüringen und Tirol, und bei allen Sendungen waren beide Geschlechter in ganz gleicher Zahl vertreten. Laura Kaufman bezog ihre Salamander *(typica)* aus Maków in den Karpathen (400 m ü. M.) und fand unter ihrem

Material kaum 30% Weibchen. Diese abweichenden Befunde lassen doch die Praevalenz des einen oder anderen Geschlechts in verschiedenen Gebieten vermuten, obschon Zufallsfunde ebenfalls ähnliche Abweichungen ergeben könnten.

Tabelle 1.

Zusammenstellung über die Geschlechterverteilung von Salamandra salamandra *L. in der Gegend um Reigoldswil, im Basler Jura (500 m ü. M.).*

Ankunft der Sendung	Anzahl Sal.	Weibchen	Männchen
28. III.1936	31	6	25
27. IV.1936	60	20	40
13. V.1936	44	21	23
1. VII.1936	26	7	19
10. VII.1936	18	5	13
14. VII.1936	56	22	34
28. VII.1936	26	6	20
15.VIII.1935	25	4	21
18.VIII.1937	31	7	24
17. IX.1935	14	—	14
22. IX.1936	48	11	37
23. IX.1935	45	3	42
25. IX.1936	124	26	98
Total	548	138	410

Alle Reigoldswiler Salamandersendungen vom März bis Oktober wurden auf das zahlenmässige Verhältnis der Geschlechter hin untersucht. Tabelle 1 gibt die Zusammenstellung der Befunde. Die Zahl der Männchen überwiegt bei jeder Sendung; dagegen schwankt das Verhältnis der beiden Geschlechter stark. Schlüsse über das unterschiedliche jahreszeitliche Auftreten der beiden Geschlechter im Freien lassen sich infolge des zu geringen stati-

stischen Materials nicht ziehen. Im Gesamten fallen auf 548 Salamander 138 Weibchen und 410 Männchen, was ungefähr einem Verhältnis von 1 : 3 entspricht. Der Vorwurf, die Weibchen könnten sich mehr als die Männchen in verborgeneren Gebieten aufhalten und von den Sammlern übersehen worden sein, muss zurückgewiesen werden, da öfters systematisch mit der Taschenlampe alle möglichen Schlupfwinkel abgesucht wurden. Sollten trotzdem Weibchen dem Fange entgangen sein, so muss dennoch infolge des grossen Zahlenunterschiedes in der Gegend um Reigoldswil ein Überwiegen der Männchen angenommen werden.

Sämtliche Salamander wurden bis zu ihrer Verwendung in den Terrarien des Institutes gelassen, wo ihnen feuchte Umgebung und Unterschlupf unter Steinplatten, sowie genügend Moos, ein ziemlich natürliches Milieu schafften. Salamander werden in der Gefangenschaft besonders während des Sommers häufig vom Pilze *Monilia batrachea* Skott befallen. Die mit dem Pilze behafteten Tiere sind kenntlich an den geschwürartigen Wunden an Kieferrändern, Kehle, Zehenspitzen, Umgebung der Kloake und an der Schwanzspitze. Diese Krankheit kann sehr verheerend wirken; sie wird übertragen, und in fortgeschrittenen Stadien ist Heilung kaum möglich. Aus diesem Grunde wurden sämtliche Salamander mit den ersten Anzeichen dieser Krankheit isoliert.

Beim Beginn der verschiedenen Versuche wurden die Weibchen in Aquariengläser gebracht, wo ihnen Wasser zur Ablage ihrer Larven zur Verfügung stand. Eine besonders sorgfältige Pflege erhielten (im Sommer 1936) 43 stattliche Weibchen und ebenso viele Männchen. Ich wollte die Weibchen zur Gewinnung von Embryonen benützen. Hielt ich Regenwürmer, Schnecken und Asseln den Salamandern bloss vor die Schnauze, so frass nur hie und da ein Tier. Aus diesem Grunde musste eine andere Fütterungsmethode angewandt werden. Jeden Abend wurden in 5 grosse Aquariengläser je 4—5 Salamander zusammen mit Regenwürmern, Schnekken, Asseln und nassem Gras gebracht, so dass die Menge der aufgenommenen Nahrung bestimmt werden konnte. Alle Salamander konnten auf diese Weise zu regelmässiger Nahrungsaufnahme gebracht werden. Die Sektion der Weibchen Ende Juli, Anfangs August, also zu einer Zeit, wo Embryonen im Uterus sein sollten, zeigte gefüllte Darmtractus, durchblutete Uteri und Ovarien mit grossen Eiern, aber nur in einem Falle Embryonen im Uterus.

Demgegenüber steht der Befund der Weibchen, welche Mitte Juli bis Mitte Oktober 1936 in der Umgebung von Reigoldswil gesammelt worden waren. Fast sämtliche dieser Weibchen waren trächtig. Obschon bei den Terrariensalamandern natürlichen Haltebedingungen besondere Aufmerksamkeit geschenkt wurde, scheinen doch die Weibchen in Bezug auf die Trächtigkeit durch die Gefangenschaft oder andere Faktoren stark beeinflusst worden zu sein.

b) *Aufzucht der Larven.*

Nach Kuhn (1933) (S. 17) ist es für den normalen Entwicklungsverlauf von der Geburt bis zur Metamorphose nicht Voraussetzung, dass die Ruheperiode im Uterus voll durchgemacht wird. Eigene Versuche zeigten, dass dies nicht nur für den Entwicklungsgang bis zur Metamorphose zutrifft, sondern dass auch der Ablauf der Resorptionsprozesse während der Umwandlung sich nicht verschiebt, wenn die Ruheperiode im Uterus wegfällt. Für meine Untersuchungen während der Umwandlung legte ich deshalb keinen Wert darauf, ob die Larven während des Winters oder im Frühling dem Uterus entnommen wurden. Dafür wurden aber die Aussenbedingungen möglichst konstant gehalten. Der frühe oder späte Eintritt der Metamorphose ist nämlich, abgesehen von Innenfaktoren (Schilddrüse, Hypophysenvorderlappen etc.), von verschiedenen Aussenfaktoren abhängig (Ernährungsintensität, Temperatur, Wasserverunreinigung, Wasserstand, Anzahl der im gleichen Gefäss vorhandenen Larven u.s.w.). Die während der Umwandlung beobachteten und fixierten Larven wurden zum grössten Teile einzeln in 3/4 l Einmachgläsern mit einem Wasserstande von 3—4 cm aufgezogen. Alle 3—4 Tage erneuerte ich das Wasser, wobei das frische Wasser jeweilen um einige Grade kälter war als das alte, und brachte gleichzeitig einen Klumpen Tubifex ins Glas. Bei einer Wassertemperatur von ungefähr 20° C brauchten die Larven mit wenigen Ausnahmen $1^1/_2$—2 Monate bis zu ihrer Verwandlung. Die Aufzucht bot keine Schwierigkeiten, obschon im Freien die Larven an klares Quellwasser gebunden zu sein scheinen. Vor der Metamorphose legte ich einen das Wasser überragenden Stein ins Wasser, der auch stets von den sich umwandelnden Larven zum "An Land Gehen" benützt wurde. Larven, die gemeinsam im gleichen Gefäss aufgezogen wurden, brauchten

bis zu ihrer Umwandlung länger als die Larven der Einzelzuchten, erreichten aber auch eine grössere Länge.

Zur Ausmessung narkotisierte ich die Larven mit M.S. 222 (Sandoz- Basel) und die Umwandlungsstadien in Wasser, dem einige Tropfen Schwefeläther beigegeben wurde. Die Schwefeläthernarkose darf nur sehr schwach sein, weil sonst die Lipoide gelöst werden, also die typische Gelbfärbung während der Umwandlung gestört wird und sich bereits vor der 1. Häutung Hautfetzen vom Körper loslösen können. Einen Einfluss des Schwefeläthers in geringer Dosis auf den Ablauf der Metamorphose konnte ich nicht feststellen. Als Messinstrument diente eine Schublehre mit Noniuseinteilung und versehen mit zwei langen Greifspitzen, die eine genügend genaue Ausmessung der Larven ermöglichte.

Sämtliche photographierten Embryonen und Larven wurden in Narkose unter Wasser mit der Leicaeinrichtung der Zoologischen Anstalt aufgenommen. Die Embryonen fixierte ich vor der Aufnahme in $4^0/_0$ Formol.

Vor jeder Wägung trocknete ich die Larven auf Fliesspapier. Fehlerberechnungen zeigten, dass das Gewicht auf zwei Stellen nach dem Komma bestimmt werden darf.

Als Fixierungsflüssigkeit bewährte sich für die Embryonalstadien Zenkersche Flüssigkeit, für Larven- und Umwandlungsstadien Heidenhains "Susagemisch", Zenkersche Flüssigkeit und besonders für Larven das Gemisch von Duboscq-Brasil. Die Embryonen fixierte ich total, dagegen von den Larven- und Umwandlungsstadien nur den Kopf, dem ich noch die Schnauze abschnitt. An grossen Köpfen schlitzte ich die Haut der Kehlregion auf.

Die Objekte wurden über absoluten Alkohol, Toluol I und II in Paraffin I und II gebracht, wo sie in Paraffin II vom Schmelzpunkte 55°—60° C eingebettet wurden. Gewöhnlich zerlegte ich die Objekte in Serienschnitte von 6, 8 oder 9 μ Dicke. Zur Färbung der Schnittserien erwies sich nach mehreren Vorversuchen mit den verschiedensten Farbflüssigkeiten Haemalaun-Orange sowie Haemalaun-Eosin für die jungen Embryonen und Heidenhains Azanfärbung (Azokarmin G) für ältere Embryonen, für die Larven- und Umwandlungsstadien als ausreichend.

I. TEIL.

BESCHREIBUNG DER ENTWICKLUNG VON SALAMANDRA SALAMANDRA L. VOM SCHWANZKNOSPENSTADIUM BIS NACH DER METAMORPHOSE.

A. Beschreibung von Embryonalstadien.

Rusconi (1854) gibt in seiner vorbildlichen, sehr sorgfältigen Abhandlung über die Biologie und Anatomie des Feuersalamanders eine gute Beschreibung der Embryonalstadien. Leider mangelt den Abbildungen, besonders in den frühen Stadien, die nötige Schärfe und Natürlichkeit. Spätere Autoren, Benecke (1880), Berweger (1926), Theis (1932) u. a. geben teils unzulängliche Beschreibungen einzelner in ihre Untersuchungen einbezogener Embryonen. Theis (1932) gibt Abbildungen (Abb. 1, 2, 3, S. 359) von "etwa 12 mm" langen Embryonen, die in Wirklichkeit, ersichtlich am mitphotographierten Millimeterpapier, eine Länge von 14—15 mm besitzen. Die Photos lassen deutlich die Anlagen der Vorderextremitäten erkennen; trotzdem schreibt Theis (S. 359): "Extremitätenanlagen fehlen".

Aus diesen Gründen gebe ich eine Beschreibung von 6 verschiedenen Embryonalstadien, die sich besonders deutlich voneinander abheben. Photos geben die betreffenden Stadien in verschiedener Ansicht wieder.

Stadium 1 (Abb. 1).

Weibchen E 91, 15.VII.1936 (Reigoldswil). Länge: 16,5 cm.
Länge der Embryonen: 6,2—6,5 mm.

Der Dotter überwiegt stark an Masse. Der Kopf überragt die Dottermasse und hebt sich deutlich von ihr ab. Die Mundbucht ist unter dem stark vorgewölbten Vorderhirn als schwache Einbuchtung in der Seitenansicht sichtbar. Die Stelle der späteren Augenbildung ist mit dem Binokular als kreisförmige Erhebung

mit zentraler muldenförmiger Vertiefung angedeutet. Die Kiemenregion tritt als undifferenzierte, aber umfangreiche Vorwölbung zu beiden Seiten des Kopfes, knapp vor dem Übergange des Kopfes in den dotterhaltigen Rumpfteil, deutlich in Erscheinung. Die Anlage der Vorderextremitäten ist als kaum sichtbare Wölbung im vorderen Rumpfabschnitte, dem Dotterdarm aufliegend, angedeutet. In dieser vorderen Zone des Rumpfes sind 6—10 Rumpf-

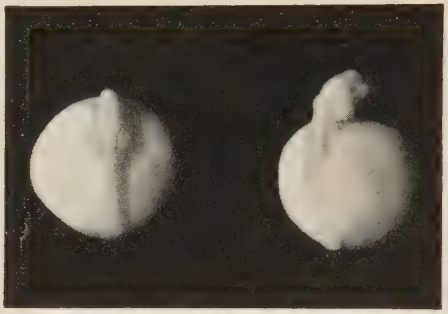


Abb. 1.

Embryonen von *Salamandra salamandra* L.
Stadium 1 (Länge: 6,2—6,5 mm).

segmente mit kranio-kaudaler Differenzierungsabnahme sichtbar. Der hintere Teil des Rumpfes und die Schwanzknospe heben sich als leistenförmige Erhebung von der Dotterkugel ab und folgen ihrer Wölbung. Die Schwanzknospe ist kurz, mit der Dotterkugel verwachsen und zeigt keine seitliche Abplattung und keine Andeutung einer Flossensaummembran.

Stadium 2 (Abb. 2).

Weibchen E 92, 16.VII.1936 (Reigoldswil). Länge: 15,5 cm.
Länge der Embryonen: 8,5 mm.

Der Dotter überwiegt immer noch an Masse, der Embryo ist aber bedeutend grösser geworden. Die, obschon nur geringe, Pigmentierung von Kopf und Rumpf hebt den Embryo von der hellen Dotterkugel ab. Die Mundbucht ist infolge der Scheitelbeuge des Gehirns in der Seitenansicht als deutliche Einbuchtung und von unten als Querfurche sichtbar. Die kreisförmige Erhebung des

Auges hebt sich zu beiden Seiten des Kopfes, oberhalb und etwas vor der Mundbucht, obschon die Pigmentierung der Augen noch fehlt, merklich ab. Die grossen Kiemenwülste zu beiden Seiten des hinteren Kopfabschnittes lösen sich in je drei Hügel auf, aus welchen nun je ein zapfenförmiger Fortsatz auswächst. Die vorderen Rumpfsegmente, sowie die Herzanlage als Vorwölbung

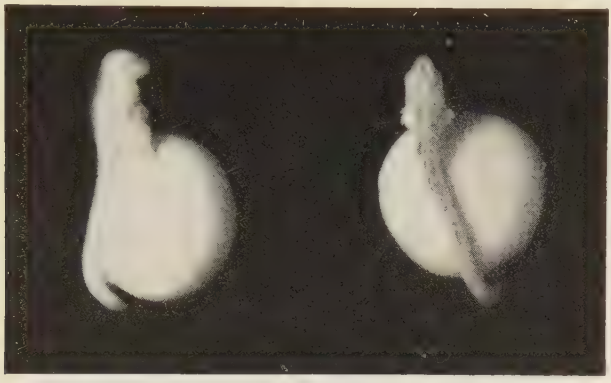


Abb. 2.
Embryonen von *Salamandra salamandra* L.
Stadium 2 (Länge: 8,5 mm).

treten deutlich hervor. Die beiden Vorwölbungen der Vorderextremitäten liegen oberhalb der eigentlichen Dottermasse. Der Schwanz hat gegenüber Stadium 1 an Länge zugenommen und überragt die Dotterkugel, ist aber noch stark gekrümmt. Die Abplattung der Schwanzknospe ist gering; dagegen verläuft vom Schwanzende bis über die Rückenmitte ein schmaler Saum, der die erste Anlage des dorsalen Flossensaumes darstellt. Ebenso ist der ventrale Flossensaum in seiner Anlage vorhanden.

Stadium 3 (Abb. 3).

Weibchen E 98, 20.VII.1936 (Reigoldswil). Länge: 16,5 cm.
Länge der Embryonen: 11—11,2 mm.
Kiemenlänge: 1,3—1,5 mm.

Die Embryonen bewegen sich bereits bei Druck im Uterus. Gegenüber Stadium 2 ist der Entwicklungsfortschritt beträchtlich.

Der Embryo liegt nicht mehr auf der Dotterkugel, sondern der Dotter ist ein Teil des Embryos geworden. Die Kopfproportionen sind ausgeglichener. Das Vorderhirn hat sich etwas aufgerichtet, so dass die Mundbucht in der Seitenansicht nicht mehr so stark eingedellt erscheint wie in Stadium 2. Die Querfurche des Mundes ist dagegen deutlicher und bereits gebogen, der Mund ist aber

Abb. 3.

Embryonen von *Salamandra salamandra* L.
Stadium 3 (Länge: 11—11,2 mm). Kiemenlänge: 1,3—1,5 mm.

noch nicht durchgebrochen. Die Augen heben sich durch die Pigmenteinlagerung in ihrem oberen Teile von der schwach pigmentierten Umgebung ab. Die Kiemenfortsätze sind leicht pigmentiert und besitzen Verdickungen, aus denen ein bis zwei Knospen der späteren Kiemenästchen hervorstossen. Die Vorderextremitäten sind als deutliche Warzen sichtbar; auch erscheinen nun die Hinterextremitäten als schwache, kaum sichtbare Vorwölbungen im Winkel zwischen Dottermasse und Schwanzbeginn. Das Schwanzende ist noch gebogen, der Schwanz ist leicht seitlich abgeplattet, und der dorsale und ventrale Flossensaum sind deutlich sichtbar. Die Pigmentierung hat sich auf den Schwanz ausgedehnt, so dass nun die ganze dorsale Körperoberfläche gefärbt ist.

Stadium 4 (Abb. 4).

Weibchen E 86, 15.VII.1936 (Reigoldswil). Länge: 17,5 cm.
Länge der Embryonen: 13 mm.
Kiemenlänge: 2,5—3 mm.

Der Embryo erhält durch die intensivere Pigmentierung des Kopfes, des Rückens und des Schwanzes und die stärkere Pigment-

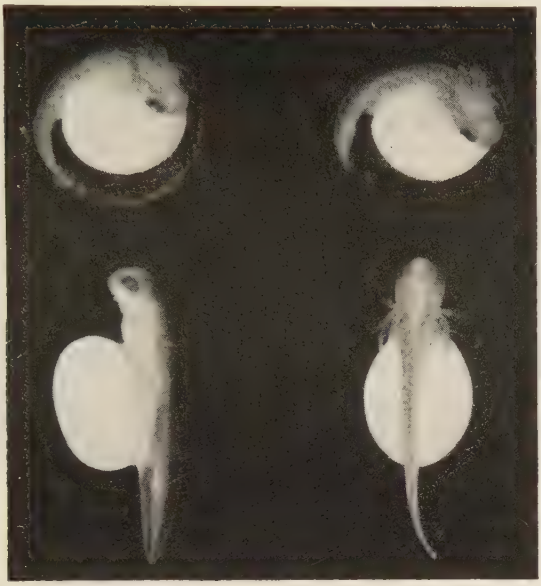


Abb. 4.

Embryonen von *Salamandra salamandra* L.

Stadium 4 (Länge: 13 mm). Kiemenlänge: 2,5—3 mm. Die beiden oberen Abbildungen zeigen die natürliche, eingerollte Lage der Embryonen in der Eihülle.

einlagerung in den Augen, abgesehen vom noch stattlichen Dotterbauch, larvale Charakterzüge. Der Munddurchbruch hat noch nicht stattgefunden, aber die Mundfurche ist bereits stark differenziert. Die Kiemen sind zart verästelt, aber noch kurz. Der abgeplattete, ausgestreckte Schwanz mit den beiden durchsichtigen, lamellenartigen Flossensäumen ermöglicht den Embryonen bei Reizung im Wasser Schwimmbewegungen auszuführen. Die Vorderextremitäten sind als deutliche Zapfen nach hinten gerichtet, während die Hinterextremitäten als wulstartige Erhöhungen im

Winkel zwischen Dottermasse und hinterer Rumpfzone zu finden sind.

Stadium 5 (Abb. 5).

Weibchen E 1, 15.VIII.1935 (Reigoldswil).
Länge der Embryonen: 22 mm (Kiemenfadenstadium).
Kiemenlänge: 5,5—6,5 mm.

Abb. 5.
Embryonen von *Salamandra salamandra* L.
Stadium 5 (Kiemenfadenstadium) Länge: 22mm.
Kiemenlänge: 5,5—6,5 mm.

Die Pigmentierung hat bedeutende Fortschritte zu verzeichnen. Sämtliche Pigmentarten (Melanophoren, Lipophoren, Guanophoren) sind sichtbar. Der Kopf hat seine larvale Ausgestaltung fast vollständig erreicht. Der Mund ist durch die Streckung der Hirnaxe an die Spitze des Kopfes gerückt, ist offen, und die larvalen Lippensäume sind vorhanden. Die Kiemen haben noch nicht das Maximum ihrer embryonalen Länge erreicht. Der Flossensaum hat einen vollkommen larvalen Umriss. Von der Mitte des Rückens steigt der Flossensaum kaudalwärts sachte an, bildet eine mehr oder weniger deutliche Ecke noch vor der Hinterbeinhöhe und verläuft horizontal nach hinten, biegt am Schwanzende um und verläuft bis zur Kloake, an welcher er als breites Band ansetzt. Die Vorderextremitäten mit ihren Zehen sind differenziert, aber noch kurz. Die Hinter-

extremitäten stehen als längliche Zapfen nach hinten vom Körper ab, ohne indessen am Ende Andeutungen der beginnenden Zehendifferenzierung zu besitzen. Der Dotterkreislauf ist mächtig entwickelt. Eine Querfurche auf der Dottermasse gibt deren Darmcharakter an.

Abb. 6.
Embryo von *Salamandra salamandra* L.
Stadium 6 (eigentl. Kiemenfadenstadium). Länge: 28 mm. Kiemenlänge: 7,5—8 mm. Maximale Ausbildung der embryonalen Kiemenfäden.

Stadium 6 (Abb. 6).

Weibchen E 151, 30.VIII.1937 (Reigoldswil) Länge: 17,5 cm.

Länge der Embryonen: 27—28 mm (eigentl. Kiemenfaden stadium).

Kiemenlänge 6,5—8 mm.

Der Kopf hat seine larvale Ausgestaltung weitgehend erreicht. Die Vorderextremitäten sind voll ausdifferenziert. Die Hinterextremitäten stehen vom Körper ab; sie sind noch kurz, aber die Zehen sind ausgebildet. Die embryonalen Kiemenfäden haben ihre maximale Länge erreicht. — Die Kiemen der Embryonen sind bekanntlich anders gebaut als die Kiemen der geburtsbereiten Larven im Frühling. Die Kiemenstämme der ersteren sind mit langen, zarten Kiemenästchen (Kiemenfäden) versehen, und ihr Maximum wird bei einer Embryolänge von 25—28 mm und einer Kiemenlänge von 7 –8 mm ungefähr Ende August erreicht. Diese Periode fällt zusammen mit der Zeit des umfangreichsten inneren Dotterumsatzes, also mit dem grössten Sauerstoffverbrauch der Embryonen. Lange bevor der Dotter restlos resorbiert ist (Mitte September), beginnen sich die Kiemenästchen zu verkürzen; sie werden dicker, und die Kiemen bekommen ein fiederartiges Aussehen. Der Kiemenstamm wird ebenfalls kompakter, und Mitte bis Ende September haben die Kiemen nur noch eine Länge von ungefähr 3,5 mm. In diesem Zustande verbleiben sie dann bis zur Ablage der Larven im Frühling. Auf diese vorübergehend embryonalen langen Kiemenästchen hat bereits Rusconi (1854)

hingewiesen (S. 39, und Fig. 10, Pl. I). Er fand sie stets in den ersten Tagen des September. Nach Kuhn (1933) haben die "Kiemenfäden" bei einer Embryolänge von 2,5—3 cm ihre grösste Ausbildung. Die langen, zarten Kiemenästchen, die den Kiemenstamm 2—3 mal an Länge übertreffen, sind also ein typisch embryonales, transitorisches Organ. Abbildung 9*a* und *b* zeigen die beiden Kiemenzustände.

Abb. 7.

„Winterlarven" von *Salamandra salamandra* L. Länge der Larven: 34 mm. Kiemenlänge: 3,5 mm. Larve rechts: mit deutlich hellem Dotterbauch (22.X.1936).

Winterlarven (Abb. 7) (betr. Bezeichnung "Larven" siehe Seite 430).

Weibchen E 120, 22.X. 1936 (Reigoldswil) Länge: 17 cm.

Larvenlänge: ca. 34 mm.

Kiemenlänge: ca. 3,5 mm.

Mitte Oktober haben die Embryonen dieses Stadium erreicht. Von oben betrachtet gleichen die Larven vollkommen den geburtsbereiten Frühlingslarven. Die längsten Kiemenästchen haben höchstens noch die Länge des Kiemenstammes (Abb. 9*b* u. *c*). Die mit Dotter gefüllten Darmwandungen scheinen durch die Bauchhaut hindurch. Geburtsbereite Frühlingslarven zeigen im Gegensatz dazu an Stelle des gelben Bauches der Winterlarven einen blassgelben, grauen oder dunkeln Bauch.

B. Mutmasslicher Entwicklungsgrad der Embryonen der Reigoldswiler-Salamander während des Sommers.

Infolge der intrauterinen Entwicklung von *S. sal.* ist es ausserordentlich schwierig, den zeitlichen Ablauf der Embryonalentwicklung

zu bestimmen. Auf Grund der vielen Sektionen, die ich im Sommer 1935 und 1936 ausführte, kann der Entwicklungsgrad der Embryonen im Uterus während des Sommers und Herbstes ungefähr festgelegt werden. Der Schwankungsbereich scheint gelegentlich besonders gross zu sein. Bei Weibchen, die ich Mitte Juli 1936 öffnete, hatten die kürzesten Embryonen eine Länge von erst 6 mm (Weibchen E 91) und die längsten bereits eine solche von 13 mm (Weibchen E 86). Die Befruchtungszeit scheint also in der gleichen Gegend mitunter stark zu schwanken (Grönroos 1895 machte die gleiche Beobachtung). Vier Weibchen, die ich Mitte August 1935 öffnete, enthielten dagegen Embryonen, die sich im gleichen Entwicklungszustande befanden.

In der Gegend um Reigoldswil scheinen die Eier Ende Juni befruchtet zu werden. Mitte Juli haben die Embryonen eine Länge von 8—11 mm; Mitte August sind sie auf Stadium 5 (Länge 22—25 mm). Ende August bis Anfang September erreichen die Kiemenästchen bei einer Embryolänge von 25—28 mm ihre maximale Länge (Kiemenfadenstadium). Die Kiemenfäden werden nun bedeutend kürzer, die Kiemen bekommen ein fiederartiges Aussehen, und Mitte bis Ende September weisen die Embryonen larvales Aussehen, aber noch grosse Dottervorräte in der Darmwand auf. Mitte Oktober haben sie Stadium "Winterlarven" (Abb. 7) erreicht mit "Wachstumspotenzen" des Dotters von 3—2 mm (siehe S. 429).

Rusconi (1854) hat durch Vergleiche innerhalb seines umfangreichen Materials seine aufeinanderfolgenden Embryonalstadien zeitlich bestimmt. Um Vergleichsresultate zur uterinen Entwicklung zu erhalten, versuchte er die Embryonen ausserhalb des Mutterkörpers in Wasser aufzuziehen. Dies gelang ihm trotz sorgfältigen Versuchsanordnungen erst von seinem Stadium 8 an (Embryolänge ca. 15 mm). Born (1879) experimentiert mit 9—10 mm langen Embryonen in $^3/_4$% Kochsalzlösung mit intensiver Durchlüftung. Nach drei Wochen starb sein letzter Embryo mit einer Länge von 12,5 mm. Born führt den Tod der Embryonen auf den Mangel der richtigen isotonen Flüssigkeit zurück. Kammerer (1904) findet keine Schwierigkeiten in der extrauterinen Aufzucht der Embryonen. Eier, bei denen "kaum eine Spur vom Embryo" zu sehen war, wurden zuerst in physiologischer Kochsalzlözung und dann in gut durchlüftetem Wasser aufgezogen.

Kammerer macht aber keine genauen Angaben; er findet sie wahrscheinlich überflüssig! Theis (1932) brachte 14—15 mm lange Embryonen (von ihrer Eihülle befreit) in fliessendes Wasser. Die Embryonen gediehen "wider Erwarten" gut (S. 361). In der Zusammenfassung der Ergebnisse (S. 413) schreibt Theis, dass bereits Embryonen von 7 mm die Befähigung haben, in langsam fliessendem Wasser weiter zu leben! Die Befunde von Rusconi und diejenigen von Theis an 14 bis 15 mm langen Embryonen kann ich durch eigene Versuche bestätigen. Wurde bei meinen Versuchen die Eihülle nicht entfernt, so starben die Embryonen nach kurzer Zeit.

Der Aufenthalt im Wasser hat eine Entwicklungsbeschleunigung zur Folge, und die langen, zarten embryonalen Kiemenästchen kommen nicht zur Ausbildung, oder wenn solche schon vorhanden sind, werden sie bald reduziert.

C. Mütterlicher Anteil an der Ontogenese.

Wiedersheim (1890) untersuchte den histologischen Bau des Uterus von *Salamandra atra* L. Er konnte während der Trächtigkeitsperiode vereinzelt zerrissene Epithelien finden. "Durch diese tiefgreifenden Vorgänge werden selbstverständlich immer mehr Capillaren aufgeschlossen und je mehr nun das Material der Nahrungseier verbraucht wird und sich seinem Ende nähert, umso mehr tritt die Mutter durch Beisteuerung von Blut, Lymphe und zerfallenden Epithelien für den Verlust ein". Wiedersheim fand ähnliche Verhältnisse bei *S. sal.*; diese Beobachtungen fanden aber keine Bestätigung. Schon Stüve (1889) sah Blutkörperchen, welche aus den Gefässen des Uterus in das umgebende Bindegewebe übergetreten waren, und er spricht von der Möglichkeit einer Auswanderung der Blutkörperchen. Er bringt aber diesen Vorgang mit der Erneuerung des Epithels im Eileiter in Beziehung und zweifelt daran, dass den Blutkörperchen eine ernährende Tätigkeit zuzuschreiben sei. Schwalbe (1896) untersuchte speziell den histologischen Bau der Uteri während der Trächtigkeit von *Salamandra atra*. Auf Grund seiner Schnitte widerlegte er die Ansicht Wiedersheim's. Kaufman (1913) verfolgte die Degenerations-

erscheinungen während der intrauterinen Entwicklung bei *S. sal.* und schenkte dabei der Ernährungsweise der Embryonen im Uterus besondere Aufmerksamkeit. Nach KAUFMAN sind die Wände des Uterus während der Trächtigkeit glatt und durchaus nicht gefässreicher als die des nichtträchtigen. Der Blutzufluss ist allerdings während der Trächtigkeit intensiver. Weiter sind die Kiemen der Larven von den Uteruswänden während ihres ganzen uterinen Lebens durch die Eimembran und den Schwanz, welcher die Kiemen bedeckt, geschieden. Schon diese morphologischen Tatsachen weisen nach Laura KAUFMAN darauf hin, dass die Entwicklung des Feuersalamanders von der Zufuhr von Nahrung vom Uterus unabhängig ist. Als weiteren Beweis hiefür bestimmte KAUFMAN die Frischgewichte verschiedener Entwicklungsstadien und verglich sie mit den Frischgewichten der Entwicklungsstadien von *Salamandra atra.* Dieses Argument muss als zu wenig beweiskräftig zurückgewiesen werden, da allein Trockengewichte über Nahrungsaufnahme etwas aussagen können.

Trockengewichtsbestimmungen an Embryonen von S. sal.

Vor einiger Zeit führten Prof. PORTMANN und Dr. HEDIGER im hiesigen Institut solche Trockengewichtsbestimmungen aus. In zuvorkommender Weise stellen sie mir ihre Resultate zur Veröffentlichung zur Verfügung. Tabelle 2 gibt die Zusammenstellung der erhaltenen Zahlen. Die Menge der Trockensubstanz nimmt während der Embryonalentwicklung von *S. sal.* nicht zu, sondern verringert sich eher gegen Ende der Embryonalperiode. Dagegen nimmt das Frischgewicht fortwährend zu. Diese Tatsache lässt den sehr wichtigen Schluss zu, dass das Wachstum der Embryonen ausschliesslich auf der Resorption des schon im Ei enthaltenen Dotters und der Wasseraufnahme aus der Umgebung beruht. Nach BIALASZEWICZ (1908) ist das Wachstum der Froschembryonen *(Rana fusca)* während der Entwicklung innerhalb der Dottermembran ebenfalls allein auf blosse Wasseraufnahme aus der Umgebung zurückzuführen. Der mütterliche Anteil an der Entwicklung von *S. sal.* im Uterus besteht also in der Lieferung von Wasser und Sauerstoff. Die Viviparität bei *S. sal.* zeigt infolgedessen keine tiefgreifenden Aenderungen des Typus der Ontogenese gegenüber den oviparen Formen!

Tabelle 2.

Frischgewichte und Trockengewichte verschiedener Embryonalstadien von Salamandra salamandra *L.*

Datum	Länge der Embryonen	Anzahl	Frischg. total	Frischg. einzel	Trockeng. total	Trockeng. einzel
16. VII.1934	6 mm.	15	1,62 g.	0,11 g.	0,408 g.	0,027 g.
11. VII.1934	9-10 mm.	14	1,16 g.	0,08 g.	0,390 g.	0,027 g.
14. VII.1934	11 mm.	11	1,23 g.	0,11 g.	0,286 g.	0,026 g.
13. VII.1934	12 mm.	30	2,40 g.	0,08 g.	0,742 g.	0,025 g.
13. VII.1934	12 mm.	12	1,47 g.	0,12 g.	0,435 g.	0,036 g.
22.VIII.1934	2,5 cm.	1		0,16 g.		0,016 g.
22.VIII.1934	2,8 cm.	1		0,14 g.		0,016 g.
22.VIII.1934	3,1 cm.	1		0,18 g.		0,017 g.
27.VIII.1934	3,1 cm.	1		0,21 g.		0,024 g.

D. Zustand und Verhalten der Larven im Uterus während des Winters bis zur Geburt (Winterphase: Definition der Embryonal- und Larvenperiode).

Berweger (1926) zog als erste bei der Entwicklung von *S. sal.* eine Grenze zwischen Embryo und Larve. Als "Embryonen" bezeichnet sie alle Entwicklungsstadien, die mit ihrer Ventralseite dem Dotter aufliegen. "Larven" haben dagegen den Nahrungsdotter resorbiert und können noch von der Eihaut umgeben sein oder sich ihrer bereits entledigt haben. Mit Theis (1932) finde ich diese Abgrenzung zu unbestimmt, da die Resorption der Dottermasse ganz allmählich vor sich geht, und Larven, die im Frühling zur Ablage kommen, noch Dotter enthalten können. Theis benützt bei seiner Abgrenzung den Bau der Kiemen. Er bezeichnet als "Embryonen" Tiere solcher intrauteriner Stadien, bei denen bei noch vorhandenem oder schon resorbiertem "Dottersack" die Kiemen noch lang oder fadenförmig sind. "Larven" haben den "Dottersack" vollständig rückgebildet, und die Kiemen haben die

bekannte "plumpe" Gestalt angenommen. Da sich die fadenförmigen Kiemen nur langsam reduzieren und nur allmählich in die "plumpen" Kiemen übergehen, lässt diese Abgrenzung ebenfalls an Schärfe zu wünschen übrig. KUHN (1933) bezeichnet überhaupt alle Stadien von 1 cm und mehr als "Larven". Innerhalb dieser "Larven" unterscheidet er 3 verschiedene Stadien. Stadium I umfasst die 1—2,5 cm langen jüngsten "Larven", bei denen der Bauch durch den noch nicht verbrauchten Nahrungsdotter bruchsackartig vorgewölbt ist. Alle "Larven" von 2,5—3 cm Länge, bei denen die dünnen, fadenförmigen Kiemen ihre grösste Ausbildung zeigen, bezeichnet er als Stadium II. Im Herbst werden die Kiemen mehr fiederartig, die Larven besitzen eine Gesamtlänge von 3,2—3,5 cm und "verbleiben in diesem Zustande bis zum Frühjahr". Weil diese Tiere an den Aufenthalt innerhalb einer dünnen, gallertigen Eihülle im Uterus angepasst sind und bereits vorbereitet sind für das Leben im freien Wasser nach der Geburt, bezeichnet KUHN diese Larven als das geburtsbereite Stadium oder Stadium III. Die Larven von THEIS und BERWEGER sind annähernd identisch mit Stadium III von KUHN. Dieses Stadium wird während des Herbstes erreicht.

Abweichende Versuchsergebnisse mit Larven von Stadium III (KUHN) führten uns zum Schluss, dass es nicht gleichgültig ist, ob man mit Larven experimentiert, die während des Winters dem Uterus entnommen oder mit solchen, die im Frühling geboren werden. Der Dottergehalt des Darmes scheint eine bedeutende Rolle zu spielen. Die Bestimmung des Dottergehaltes der Larven von Stadium III erwies sich als für das Verständnis der verschiedenen Versuchsergebnisse und der Charakterisierung der Winterperiode von grosser Bedeutung. Die Überlegung, dass der im Darm der Larven von Stadium III noch vorhandene Dotter Längenwachstum der Larven bewirken könne, erwies sich als richtig. KAUFMAN (1913) fiel bereits auf, dass Larven, die sie im Herbst dem Uterus entnahm und hungern liess, an Gewicht zunahmen. Ohne genaue Messungen auszuführen, vermutet sie, dass die Larven vom Herbst bis zur Geburt ca. 2 mm an Länge zunehmen. Laura KAUFMAN führt als Grund dieses langsamen Wachstums die Periode des Winterschlafes des Salamanders an, die auch auf die Larven übergreife und den grössten Teil der physiologischen Prozesse hemme.

Tabelle 3.

Längenbestimmungen an uterinen Larven von Salamandra salamandra *L., die in Wasser von ca. 20° C hungerten.*

Datum der künstlichen Geburt	*Salamandra sal.* L. ♀♀	Larvenlänge am Tage der künstl. Geburt	Zunahme der Larvenlänge	Anzahl Tage bis zur Maximallänge	Abnahme der Maximallänge	Anzahl Tage nach Maximallänge	Mittlere Wasser-Temperatur
22. X.1936	E 120	34,9 mm	+3,5 mm	28	—0,2 mm	10	20° C
		34,6 »	+2,8 »	21	—1,4 »	92	20° C
9. XII.1936	E 126	31,5 »	+3,0 »	9	—0,7 »	33	21° C
		31,7 »	+2,6 »	9	—0,9 »	33	21° C
23. II.1937	E 131	33,2 »	+2,7 »	8	—0,9 »	47	20° C
		33,8 »	+2,3 »	8	—0,2 »	20	20° C
16. III.1937	E 136	31,6 »	+2,5 »	9	—0,1 »	15	20° C
		31,2 »	+1,8 »	9	—0,1 »	15	20° C
30. III.1936	E 53	33,6 »	+1,4 »	7	0,0 »	24	15° C
		32,0 »	+1,3 »	7	—0,2 »	24	15° C
18. V.1936	E 65	33,3 »	+0,1 »	1	—0,2 »	7	20° C
		31,4 »	+0,2 »	2	—0,9 »	38	20° C
15. VII.1936	E 87	31,0 »	(+0,1 »)	(5)	—1,0 »	60	21° C
		29,4 »	(+0,1 »)	(12)	—0,7 »	59	21° C
12.VIII.1936	E 116	30,8 »	(+0,4 »)	(5)	—0,5 »	38	20° C
		28,8 »	—	—	—0,5 »	43	20° C
12.VIII.1936	E 117	27,2 »	—	—	—0,5 »	55	20° C
		26,8 »	—	—	—0,4 »	43	20° C

Während des Winters, Frühjahrs und Sommers wurden in gewissen Zeitabständen die Larven den Uteri von Salamanderweibchen entnommen und einzeln in Einmachgläsern mit Wasser von 20° C gebracht. Am Tage der künstlichen Geburt bestimmte ich mit der Schublehre ihre Länge und liess sie die folgende Zeit hungern, dabei aber alle 2—3 Tage die Länge von neuem messend. Je nach der Zeit der künstlichen Geburt verhielten sich die Larven in Bezug auf ihre Länge verschieden. Tabelle 3 gibt eine Zusam-

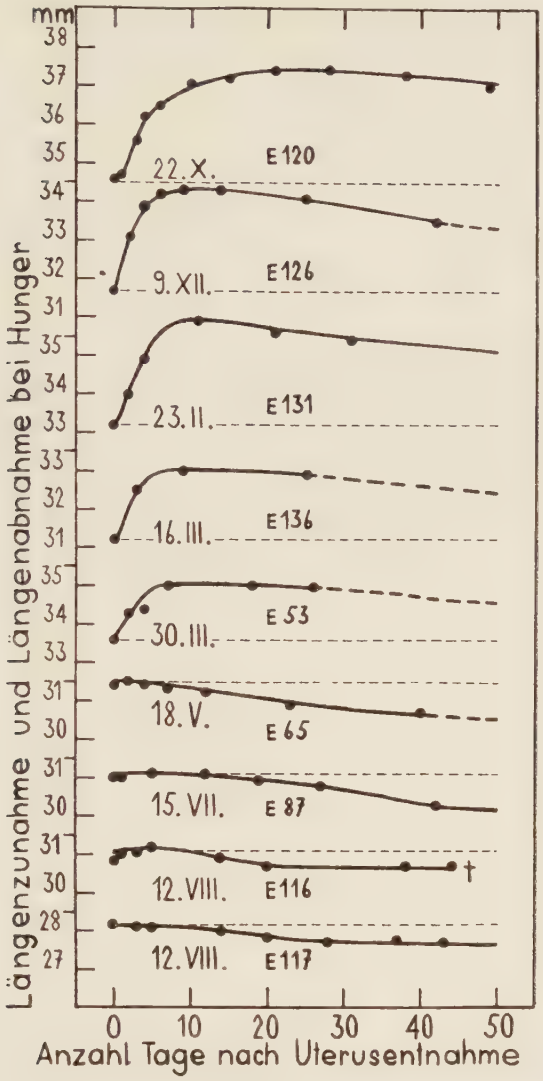


Abb. 8.

Graphische Darstellung der Längenzunahmen und Längenabnahmen uteriner Larven von *S. sal.*, die in Wasser von ca. 20° C hungerten (siehe Tab. 3).

menstellung der Längenzu- bzw. -abnahmen. Die Larvenlänge schwankt bei den verschiedenen Weibchen sehr stark. Die aus der Tabelle ersichtliche Abnahme der Larvenlänge bei Entnahme aus

dem Uterus vom Herbst bis zum Sommer ist eine zufällige; die Larvenlängen liegen innerhalb der Variationsbreite.

Larven, die während der Wintermonate, anfangs November bis Ende Februar, aus dem Uterus trächtiger Weibchen herausoperiert wurden, nahmen im Wasser sofort an Länge zu, erreichten nach 8—9 Tagen das Maximum, um dann bis zum Hungertode ganz allmählich an Länge abzunehmen. Die Anfangslänge wird aber in keinem Falle erreicht. Larven, die ich im März, April, Mai excidierte, wiesen eine geringere Längenzunahme auf, und Larven vom Juni—Juli—August nahmen im Wasser sofort an Länge ab. Die Darstellung der gewonnenen Zahlen in Kurvenform (Abb. 8) veranschaulicht besonders deutlich die anfänglich starke Längenzunahme der "Winterlarven" und die allmähliche Längenabnahme, nachdem die Larven das Längenmaximum erreicht haben. Gegen den Frühling und Sommer verschieben sich die Kurvenbilder immer mehr nach links. Im Extremfalle schliesslich, der hier nicht untersucht wurde, wird die gesamte Kurve im Uterus durchlaufen; die Larven sterben im Uterus oder werden aufs "Trockene" abgelegt.

Tabelle 4.

Gewichtsbestimmungen an Winterlarven von Salamandra salamandra L., *die im Wasser hungerten.*

Datum der künstlichen Geburt	*Salamandra sal.* L. ♀ ♀	Larvengewicht am Tage der künstl. Geburt	Gewichtszunahme	Anzahl Tage bis zum Maximalgew.	Abnahme des Maximalgew.	Anzahl Tage nach Maximalgew.	Mittlere Wassertemperatur
24. X.1936	E 123	0,22 g.	+0,05 g.	9	—0,02 g.	17	20° C
24. X.1936	E 123	0,23 g.	+0,02 g.	9	—0,01 g.	17	20° C
9.XII.1936	E 126	0,21 g.	+0,02 g.	8	—0,03 g.	34	21° C
9.XII.1936	E 126	0,20 g.	+0,02 g.	6	—0,02 g.	36	21° C
23. II.1937	E 131	0,22 g.	+0,03 g.	6	—0,06 g.	47	20° C
23. II.1937	E 131	0,24 g.	+0,01 g.	6	—0,04 g.	35	20° C

Parallel zu der Längenzunahme der Larven im Winter konnte ich eine Gewichtszunahme der Larven einwandfrei feststellen. Tabelle 4 gibt die Zusammenstellung der Gewichtszunahmen und der nachherigen Gewichtsabnahmen wieder.

Die Längenmessungen sowie die Gewichtsmessungen sagen Folgendes aus:

1. Die leicht bestimmbare Längenzunahme von 2—3 mm während des Winters ist bei den Larven verschiedener Weibchen

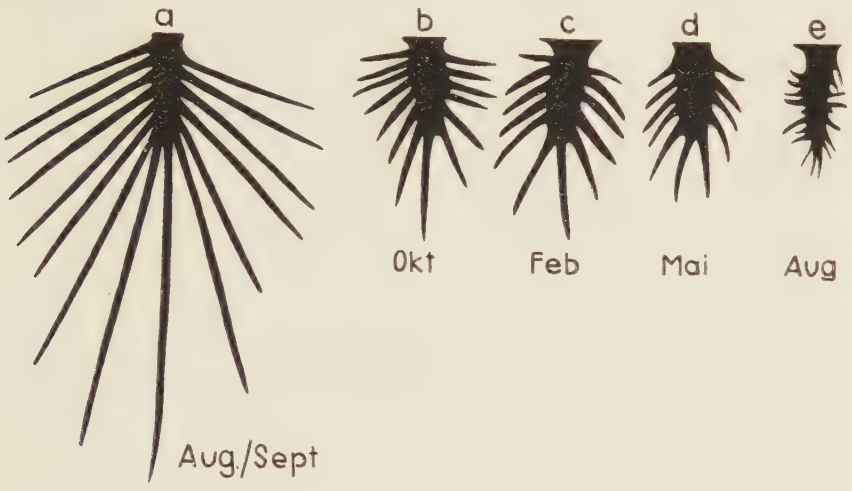


Abb. 9.

Kiemenzustände charakteristischer uteriner Stadien von *Salamandra salamandra* L.

a) Kiemenlänge: 7—8 mm (eigentliches Kiemenfadenstadium mit maximal langen Kiemenästchen); *b*) u. *c*) Kiemen von Winterlarven (man bemerke die geringen Unterschiede!); *d*) Kiemen von späten Frühlingslarven; *e*) Kiemen von Sommerlarven.

annähernd gleich; sie differiert aber innerhalb dieser Spanne bei der Nachkommenschaft eines Weibchens sehr stark. Diese Längenzunahme ist ein direktes Mass für den noch in der Darmwand vorhandenen Dotter. Die Zahlen geben die in der Larve steckenden "Wachstumspotenzen" des Dotters an. Die Menge des Dotters bleibt also von Ende Oktober bis Ende Februar, abgesehen von einer geringen notwendigen Verminderung, gleich und wird repräsentiert durch die Wachstumspotenz des Dotters von 3—2 mm. Alle Larven mit diesen Wachstumspotenzen besitzen fiederartige

Kiemen, und die längsten Kiemenästchen erreichen ungefähr die Länge des Kiemenstammes (Abb. 9, *b*) u. *c*). Der gelb-orangefarbige Darm schimmert deutlich durch die Bauchwand hindurch (Abb. 7). Diese Larven bezeichne ich als Winterlarven, alle Stadien mit grösseren Wachstumspotenzen als Embryonen, obschon die Kiemen der späten Embryonalstadien öfters ebenfalls fiederartig sind.

2. Mit Beginn des Frühlings nehmen die Larven immer weniger an Länge zu, bis sie Ende Mai ihre Anfangslänge überhaupt nicht mehr überschreiten. Mit anderen Worten, der Dottergehalt der Darmwand nimmt sukzessive ab, bis er schliesslich Ende Mai den Wert Null erreicht; die Wachstumspotenzen des Dotters konvergieren gegen Null. Alle Larven mit Wachstumspotenzen von 2—0 mm bezeichne ich als Frühlingslarven. Die Kiemen sind in dieser Periode immer noch fiederartig; doch ist eine leichte Abnahme der Länge der Kiemenästchen festzustellen (Abb. 9*d*). Die gelbe Farbe des Bauches wird immer schwächer, bis schliesslich der Bauch grau bis dunkelgrün erscheint. In diesen Zeitabschnitt des Dotterverbrauches fällt die Geburt der Larven. Kontrollversuche mit frisch abgelegten Larven aus den Bächen um Reigoldswil bestätigten diese auf experimentellem Wege erhaltenen Resultate vollauf.

3. Werden die Weibchen im Frühling durch Wasserentzug verhindert, ihre Larven abzulegen, so kann der Zustand der Larven im Uterus während des Sommers beobachtet werden. Von Ende Mai an sind solche Larven ohne Dotterenergien. Der infolge erhöhter Aussentemperatur gesteigerte Stoffumsatz verlangt neue Energiequellen. Larven, die ich Mitte August den Uteri entnahm, zeigten deshalb folgende extreme Zustände:

a) Die Larven sind mager. Zwei bis drei Stunden nach der Uterusentnahme liegen sie meistens noch immer passiv im Wasser und zeigen infolge der früheren aufgerollten Lage im Uterus Biegungen an Schwanz und Rumpf; die Flossensäume sind zerknittert, zeigen aber keine metamorphoseähnlichen Resorptionserscheinungen. Die Kiemenästchen dagegen sind sehr kurz, ihre Länge entspricht etwa dem dritten oder vierten Teile der Kiemenstammlänge (Abb. 9*e*). Diese Resorption der Kiemenästchen hat aber nichts zu tun mit der Kiemenresorption während der

Metamorphose. Sie stellt im vorliegenden Falle eine reine Hungerwirkung dar. Einige Larven sind auch nach mehreren Stunden Wasseraufenthalt nicht mehr im Stande, Nahrung aufzunehmen. Die Sektion von Larven und deren histologische Untersuchung liessen eine starke Atrophie der verschiedensten Gewebe klar erkennen. Die Leber ist klein, die Darmwand dünn, der Darmkanal mit grüner Flüssigkeit gefüllt, in welcher gelbliche Brocken schwimmen, und die Gallenblase erscheint von aussen als deutlich gefüllte Blase, u.s.w.

b) Die Larven haben normales Aussehen, sind teilweise sogar dick und lassen bei oberflächlicher Betrachtung nicht auf Hunger schliessen. An den sehr kurzen Kiemenästchen und am passiven Verhalten sind allerdings diese Larven sofort als Hungerformen zu erkennen. Von der Ventralseite betrachtet hebt sich der dünne grünliche Darmtractus von der klaren Flüssigkeit, die sich zwischen Darm und Bauchwand befindet, deutlich ab. Diese Larven haben Wasser aufgenommen und zeigen infolgedessen ein deutliches Oedem.

Der Hungerzustand aller Larven und die Wasseraufnahme der Larven *b*) sind ein weiterer Beweis dafür, dass die Larven vom Uterus nur Wasser und Sauerstoff, aber keine Nahrung geliefert bekommen.

Ich bezeichne Larven, welche von Anfang Juni an noch im Uterus angetroffen werden oder nach dieser Zeit geboren werden, als S o m m e r l a r v e n .

Es stellt sich nun die Frage, ob der in der Darmwand vorhandene Dotter im Uterus ebenfalls Längenwachstum bewirkt, oder ob bloss das Wasser diese Aktivierung hervorruft. Winterlarven erreichten nach ca. 9-tägigem Aufenthalt in Wasser von 20° C ihr Längenmaximum. Die Sektion solcher Larven ergab aber, dass der Dotter erst ungefähr drei Wochen später vollständig resorbiert ist. Nur ein Teil des vorhandenen Dotters bewirkt Längenzunahme, der andere Teil wird für den zur Erhaltung des Lebens der Larven notwendigen Energieumsatz verbraucht. Der Wasseraufenthalt hat weiterhin zur Folge, dass Dotter von der Darmwand ins Darmlumen abgegeben wird und als Kot ins Wasser gelangt. Den Larven gehen also auf diese Weise Dotterenergien verloren. Interessant ist die Beobachtung, dass die Dotterresorption bei sofortiger Tubifexfütterung mit der gleichen Geschwindigkeit

abläuft, wie wenn die Larven hungern. Die Geschwindigkeit der Dotterresorption wird durch die eigentliche Darmtätigkeit nicht stimuliert. Ich beobachtete zwei frühe Winterlarven, die wenige Tage vor ihrer Verwandlung standen und in der Darmwand immer noch Dotterelemente besassen. Winterlarven, die bei tiefen Temperaturen hungern, erreichen ihr Längenmaximum erst viel später. Die Längenzunahme ist geringer als in Wasser von 20° C. Um den Einfluss der Temperaturerhöhung auf die Larven im Uterus zu untersuchen, wurden zwei Weibchen im November in Temperaturen von 20° C gebracht. Nach einem Monat untersuchte ich die Larven auf ihre Wachstumspotenzen. Die Larven nahmen in Wasser von 20° C um 0,5—1 mm an Länge zu. Trotz gleicher Temperatur geht also die Resorption des Dotters bei den uterinen Larven bedeutend langsamer vor sich. Welche Faktoren hemmend auf die Dotterresorption im Uterus wirken, wurde nicht untersucht. Vielleicht sind die Larven im Uterus nicht im Stande, das für die Dotterresorption notwendige Wasser mit der erforderlichen Geschwindigkeit aufzunehmen, weil zu wenig Wasser vorhanden ist. Ebenso kann die Sauerstoffzufuhr gehemmt sein. Die Versuche lassen den Schluss zu, dass bei den Larven im Uterus nur ein Teil des Dotters ein weiteres Längenwachstum ermöglicht und dass die Längenzunahme der Larven im Uterus unter der Längenzunahme in Wasser von 20° C liegt. Die extrauterinen Lebensbedingungen ermöglichen demnach eine beschleunigte Wasseraufnahme.

Die Kurve in Abbildung 10 kombinierte ich aus den in den Larven vorhandenen Wachstumspotenzen und aus der Längenabnahme bis zum Eintritt des Hungertodes. Auf der x-Achse sind die Monate aufgetragen. Von einer beliebig gewählten, der x-Achse parallelen Geraden trug ich nach unten die Wachstumspotenzen der Larven in den verschiedenen Monaten auf (siehe Tab. 3) und erhielt so den Kurvenverlauf bis zur Wachstumspotenz Null. Den weiteren Kurvenverlauf erhielt ich aus der Tatsache, dass Larven bei Hunger, nachdem sie ihr Längenmaximum erreicht haben, bis zum Eintritt des Hungertodes durchschnittlich 1,5 mm an Länge abnehmen. Die gestrichelte, der x-Achse parallele Gerade gibt also den Hungertod an. Bei den Sommerlarven bestimmte ich die Längenabnahme bis zum Eintritt des Todes und trug diese Werte von dieser Geraden nach oben ab. Die so gewonnene Kurve gibt ein klares, übersichtliches Bild über den Zustand der Larven im Uterus während des

Herbstes, Winters, Frühlings und Sommers: Bis Mitte Oktober nimmt die Länge der Embryonen fortwährend zu. Die zarten, langen Kiemenästchen (Abb. 9*a*) verkürzen sich bereits einige Zeit vorher, so dass, wahrscheinlich durch die geringere Sauerstoffaufnahme und die immer tiefer werdenden Aussentemperaturen, die Längenzunahme der Embryonen immer geringer wird, bis schliesslich mit Eintritt des Winters die Winterlarven nicht mehr

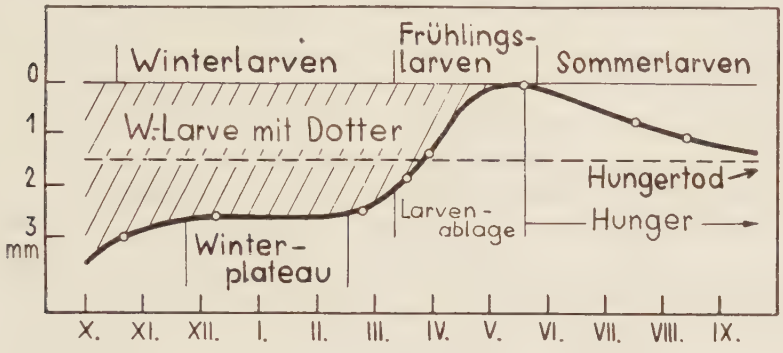


Abb. 10.
Schematische Darstellung des Verhaltens der Larven im Uterus während des Winters, Frühlings und Sommers.

merklich an Länge zunehmen. Wir können also von einem eigentlichen Winterplateau in der Entwicklung von *S. sal.* sprechen. Mit Beginn des Frühlings, also mit dem Ansteigen der Aussentemperatur, beginnen die Larven mit Hilfe ihres noch in der Darmwand vorhandenen Dotters etwas an Länge zuzunehmen, erreichen Ende Mai, wenn sie nicht vorher ins Wasser abgelegt werden, den Kulminationspunkt, um dann während des Sommers durch eigentliches Hungern bis zum Eintritt des Todes an Länge abzunehmen.

E. Auseinandersetzung mit Kammerer's "Anpassungsexperimenten", in denen er S. sal. in Salamandra atra L. überführte.

Beim trächtigen Feuersalamander schwankt die Anzahl der Jungen sehr stark. Angaben, dass Feuersalamander über 70 Larven enthielten, sind in der Literatur nicht selten (Pfitzner 1880, Fahrenholz 1928 u.a.).

Oefters findet man zwischen wohlentwickelten Larven unentwickelte Eier oder Missgeburten. Diese Degenerate gaben verschiedentlich Anlass zur Untersuchung der Gründe ihrer Entstehung (Kaufman 1913a.u.b. u.a).

Für Kammerer (1904) kamen diese Degenerate und unentwickelten Eier bei der Untersuchung der Verwandtschaftsverhältnisse von *S. sal.* und *Salamandra atra* sehr gelegen. Er fand auch eine Zunahme der Degenerate mit zunehmender Höhenlage des Fund ortes. Daraus schloss er, dass der Feuersalamander in höheren Regionen allmählich in *Salamandra atra* übergeht, also umgewandelte junge Feuersalamander zur Welt bringt. Wassermangel in diesen Regionen verunmögliche eben die Ablage der Larven. Es gelang dann auch Kammerer, experimentell durch Entziehung des Wassers dem Feuersalamander den Entwicklungsgang von *Salamandra atra* aufzuzwingen! Bei jeder neuen Trächtigkeitsperiode zeigten sich immer weitere Fortschritte (S. 227): "Die lebensfähigen Larven kommen immer grösser und näher der Metamorphose, aber auch immer in geringerer Zahl zur Welt, während der Rest des Wurfes zurückgeblieben und fast durchwegs verkrüppelt ist". Nach zwei bis drei Jahren legten einige dieser Weibchen bereits junge Feuersalamander ab, und die Anpassung war vollendet. Kammerer gibt Abbildungen von Übergangsstadien, die sehr schlecht sind und in einigen Fällen, z. B. Abb. 6, Taf. XIII, keine Zwischenform, sondern eine typische Hungerlarve darstellen. Die Kiemenästchen sind allerdings kurz; doch ist dies kein Kriterium für den Umwandlungsbeginn, weil Hungerlarven ebenfalls ihre Kiemen reduzieren (Abb. 9*e*). Grochmalicki (1909) und Kaufman (1913) halten es für möglich, dass der Feuersalamander aus höheren Fundorten einen Übergang zu den Verhältnissen von *Salamandra atra* bildet, ohne dass sie indessen Beweise dafür geben. Kammerer nimmt als selbstverständlich an, dass die kräftigeren Larven sich von den unentwickelten Eiern ernähren. Diese Verhaltensänderung gegenüber den normalen Larven ist aber tiefgreifend. Die Salamanderweibchen gehen überhaupt nur zur Ablage ihrer Larven ins Wasser. Die stärkeren Larven müssten aber bereits während des Herbstes oder Winters die unentwickelten Eier auffressen, also zu einer Zeit, wo das Salamanderweibchen noch "keine Ahnung" hat, dass ihm im Frühjahr kein Wasser zur Ablage seiner Larven gegeben wird. Was aber mit den Larven geschieht, wenn sie nicht

abgelegt werden, wurde von mir eingehend untersucht (S. 430). HECHT (1933), einer der besten Kenner der Salamander, konnte beim Feuersalamander nach den borealen Grenzen hin keine Veränderungen oder Veränderungstendenzen in Morphologie, Physiologie, Oekologie und Biologie beobachten.

Immer wieder werden die Experimente KAMMERER's als Tatsachen zitiert (WUNDER 1932); es ist deshalb unbedingt notwendig, dass diese Versuche KAMMERER's nachgeprüft werden. Bei allen von mir untersuchten Weibchen konnte ich nie eine Beziehung zwischen Larven und unentwickelten Eiern oder Missgeburten feststellen. Nach persönlicher Mitteilung von Prof. Dr. A. PORTMANN wurde anlässlich der Trockengewichtsbestimmungen ein Salamanderweibchen geöffnet, welches im Uterus kloakal gelegen eine Hungerlarve vom vorigen Jahre und im Ovidukt neue Eier enthielt. Auch GRÖNROOS (1895) berichtet von zwei Salamanderweibchen, welche ausser einer Anzahl etwa 1 cm langer, noch ganz unpigmentierter Embryonen in dem einen Eileiter noch zwei reife Larven "wahrscheinlich vom vorigen Jahre her" enthielten. Aehnliche Beobachtungen führten wahrscheinlich KAMMERER zu seinen Trugschlüssen. Mit Laura KAUFMAN (1913) bin ich der Ansicht, dass degenerierende Embryonen oder unentwickelte Eier keinen Anteil an der Ernährung der normalen Larven von *S. sal.* haben.

In neuerer Zeit sind aber "vollmolchgebärende" Feuersalamander aus drei verschiedenen Gegenden der Pyrenäen-Halbinsel bekannt geworden (Pyrenäen, N. W. Spanien und Portugal). In der Nähe von Oviedo, 228 m ü. M., wurden sie am häufigsten gefunden (GEYER 1928 und WOLTERSTORFF 1928 *a* und *b*). Somit scheint das "Vollmolchgebären" nicht nur in der alpinen Region vorzukommen. LANTZ (1928) (zitiert von WOLTERSTORFF 1928 *a*) berichtet über die Geburt zweier vollentwickelter Jungtiere eines Feuersalamanders vom Mont de Bedat, 600—700 m ü. M., bei Bagnères de Bigorre, Pyrenäen. Ein anderes Weibchen brachte "einige Monate später neben 24 Larven vier verwandelte Jungtiere, 21—32 mm lang, zur Welt". Ich bezweifle, dass solche Zwergsalamander bei *Salamandra salamandra* L. überhaupt möglich sind. Untersuchungen an "vollmolchgebärenden Feuersalamandern" wurden bis jetzt noch nicht angestellt, und deshalb müssen alle diese Beobachtungen mit Vorsicht beurteilt und weitergegeben werden.

F. Larven- und Umwandlungsperiode.

a) *LITERATURÜBERSICHT.*

Bereits auf Seite 406 habe ich auf den Mangel einer eingehenden Beschreibung der Entwicklung der Larve zum jungen Feuersalamander und die infolgedessen unklare Bezeichnungsweise in der Literatur hingewiesen. Anfänglich ging ich rein beschreibend an meine Aufgabe. Ich zog Salamanderlarven einzeln in Einmachgläsern bei einer mittleren Temperatur von 20° C mit Tubifex auf und beschrieb vorerst alle 8 Tage so genau als möglich den Zustand der Larven. Detailzeichnungen erleichterten die Fassung und den Vergleich der larvalen Merkmale. Vom Momente an, wo ich äussere Veränderungen, die die Umwandlung der Larven anzeigten, feststellen konnte, begann ich den Zustand der Larven alle vier, dann während der grossen Resorptionsprozesse alle Tage beschreibend und mit Hilfe von Zeichnungen festzuhalten. Nachdem ich etwa 50 Larven auf diese Weise protokolliert hatte, versuchte ich durch Vergleiche, Gleichförmigkeiten und gemeinsame Merkmale zeitlich zu fassen, um Metamorphosestadien aufstellen zu können.

Die Metamorphose der Amphibien ist durch viele Veränderungen an der Larve, die zu verschiedenen Zeiten einsetzen und nach verschieden langen Zeitintervallen beendet sind, charakterisiert. Fast sämtliche Organe des Tieres erleiden Veränderungen in mehr oder minder tiefgreifender Weise: Skelett, Schädel, Muskulatur, Haut, Sinnesorgane, Nervensystem, Gefässystem, Darm, etc. Die hauptsächlichsten morphologischen Merkmale und Verhaltensänderungen der Larven des Feuersalamanders während der vor sich gehenden Umwandlung sind: Auftreten der für den Feuersalamander typischen Zeichnung; Hervortreten der während der Larvenperiode flach im Kopf liegenden Augen (Exophthalmos); Reduktion des oberen und unteren Flossensaumes; Reduktion der Kiemen; Verschwinden der Lippensäume; Verschluss der Kiemenspalten; Zuspitzung der larvalen, breiten Schnauze; nach hinten Wachsen der Gular-Operkelfalte und deren Verwachsen mit dem Rumpf; Häutung der Larve; Sichtbarwerden der Median-, Parotiden- und Augendrüsenpori; Verweigerung der Nahrungsan-

nahme während der Umwandlung; Einsetzen der Lungenatmung; das "An Land Gehen" der Larven.

Alle diese Merkmale in ihrer Gesamtheit geben ein klares Bild der einzelnen Phasen der Metamorphose. Im Folgenden gebe ich die von verschiedenen Autoren benützten Umwandlungsmerkmale für *S. sal.* wieder:

Kornfeld (1914) vermisste bei seinen Untersuchungen über die Abhängigkeit der metamorphotischen Kiemenrückbildung vom Zustande des Gesamtorganismus der *S. sal.* als erster alle genaueren Daten über die zeitlichen Verhältnisse der einzelnen metamorphotischen Erscheinungen und über die Grenzen ihres Schwankens unter natürlichen Umständen. Er versuchte deshalb, soweit es ihm die Zeit gestattete, diese Lücken durch eigene Untersuchungen zu füllen. Als feste Marke innerhalb der Umwandlung benützt Kornfeld das "An Land Gehen" der Larve und bezieht die Dauer der einzelnen Resorptionsprozesse auf diesen leicht feststellbaren Schritt. Die Rückbildung des Flossensaumes und der Kiemen sowie das "An Land Gehen" fallen zeitlich mit der vollständigen Häutung der Larven zusammen. Die Häutung erfolgt fast immer am letzten Tage vor dem Verlassen des Wassers. Ein Kriterium des ersten Beginnes der Umwandlung gibt Kornfeld nicht. Nach Chauvin (1885) bildet das Sichtbarwerden der erwachsenen Salamanderzeichnung unter der Haut der Larve ein untrügliches Merkmal der beginnenden Metamorphose.

Uhlenhuth (1913) hielt im Laufe von zwei Jahren etwa 500 Salamanderlarven unter Einzelkontrolle. Er berichtet ebenfalls vom Ablauf der Resorptionsprozesse. Bereits längere Zeit bevor die Larve das Wasser unbedingt verlassen muss, kann man den Eintritt dieses Ereignisses an Veränderungen am Schwanz und am plötzlichen, scharfen Hervortreten der Schwarz-Gelbzeichnung voraussehen. Die Tiere schweben während dieser Zeit, wenn der Wasserstand in den Gefässen hoch ist, fast ständig unmittelbar unter der Wasseroberfläche. Uhlenhuth gibt allerdings keine Zeittabelle, er schreibt vielmehr: "Trotz meiner grossen Erfahrung habe ich mich leider nicht einmal, sondern sehr häufig bezüglich der oben genannten Momente getäuscht. Tiere, denen man kaum anmerkte, dass sich ihre Metamorphose ihrem Ende nähere, waren plötzlich verwandelt; bei andern, die ich schon lange für reif hielt, umgesetzt zu werden (vom Wasser ans Land), erwies sich die Änderung des Milieus als verfrüht." Wegen dieser Unbestimmtheit des gesamten zeitlichen Ablaufes der Metamorphose bezeichnet er die "Vorbereitung" für das "An Land Gehen" zusammen mit der vorausgehenden Periode als die "larvale" Periode. In der Periode vom Beginn des "An Land Gehens" bis zum Abschluss der Metamorphose ist die Larve "in Metamorphose". Die Häutung während der Umwandlung wird von Uhlenhuth vermerkt; doch schenkt er ihr keine weitere Beachtung.

Dennert (1924) beobachtete ebenfalls vor dem "An Land Gehen" der Larven Veränderungen der Körperfarbe, Schwinden der Kiemen und des Rücken- und Schwanzflossensaumes. Er findet aber als besonderes Anzeichen der herannahenden Umwandlung den Beginn der Lungenatmung. Die Tiere sind genötigt, während dieser Periode oft an die Wasseroberfläche hinauf zu schwimmen. Dennert beobachtete ebenfalls die Häutung während der Metamorphose, und er hat recht, wenn er entgegen Pfitzner (1880), der die Larvenhäutung in die erste Hälfte des 5. Monats verlegt, sagt: "Eine zeitliche Bestimmung dieser Larvenhäutung ist kaum möglich, da die Dauer, welche die Entwicklung der Larven bis zur Vollendung der Metamorphose beansprucht, ganz ausserordentlichen Schwankungen unterworfen ist". Die Larvenhäutung fällt dagegen mit dem Verlassen des Wassers annähernd zusammen. Der Grad der Flossensaumreduktion unterliegt zu diesem Zeitpunkte recht beträchtlichen individuellen Schwankungen. Die Flossensaumreduktion ist aber beim Übergang der Tiere auf das Land niemals abgeschlossen.

Himmer (1924) betrachtet wie Marie v. Chauvin die beginnende Differenzierung des Farbkleides als das erste Anzeichen der Verwandlung. Weitere Kriterien gibt er nicht.

Berweger (1926) beobachtete ebenfalls das Auftreten der gelben Flecke an Kopf, Rücken und Schwanz 1—2 Wochen vor der Metamorphose. Nach Berweger hat eine Larve, wenn sie vom Wasser zum Landaufenthalt übergegangen ist und die Kiemen und Flossensäume zurückgebildet hat, die Metamorphose hinter sich. Über das zeitliche Verhalten dieser Rückbildungen berichtet sie nichts.

Marx (1929) hat hauptsächlich die Farbveränderung während der Umwandlung beobachtet. Sie gibt aber auch Angaben über sonstige Veränderungen vor und während der Metamorphose. Nach Marx bekommen die Tiere vor der Verwandlung ein plumpes Aussehen, Kopf und Leib werden breit, der Schwanz kurz und seine Flossen schmäler. Die Augen springen stark vor. Die Larven schnappen in der Übergangszeit nur noch träge nach dem Futter. Nachdem sich die Kiemenästchen einmal verkürzt haben, folgt bald darauf die Häutung. Marx glaubt, dass damit die Metamorphose in der Hauptsache vollendet sei.

Theis (1932) ist ebenfalls der Ansicht, dass nach erfolgter Larvenhäutung im allgemeinen auch die Metamorphose beendet sei. Für den Beginn der Umwandlung sagt er (S. 370): "Ein fester Zeitpunkt der beginnenden Umwandlung lässt sich nicht angeben". Theis bezieht sich bei der Untersuchung der Epidermis meist auf die Larvenhäutung oder auf beigefügte Photographien, die aber nur ungenau das Entwicklungsstadium angeben.

Die Schilddrüse der Urodelen war besonders in Amerika der Gegenstand umfassender Untersuchungen (Uhlenhuth, Grant, etc.). Da die Schilddrüse während der Metamorphose charakteri-

stische Veränderungen erfährt, wurde von mehreren Autoren bei amerikanischen Salamandern der Ablauf der Metamorphose zur Bestimmung der verwendeten Stadien untersucht. Grant (1930*a*) macht aber auf die Dürftigkeit dieser Untersuchungen aufmerksam und unterzieht die Literatur über Urodelenmetamorphose einer Kritik. Uhlenhuth (1927) verwendet bei *Ambystoma punctatum* die 1. Häutung als Kriterium der Metamorphose, und alle seine Untersuchungen beziehen sich auf die 1. Häutung als Ausgangspunkt. Grant fand aber, dass der Umwandlungsprozess bei *Ambystoma punctatum* in den meisten Fällen schon 8 oder 9 Tage vor der 1. Häutung beginnt, und sie fordert deshalb die Feststellung von Metamorphose-Merkmalen bereits vor der 1. Häutung. Sie unterzieht vier amerikanische Salamander einer eingehenden Untersuchung. Als Untersuchungsobjekte verwendet sie *Ambystoma punctatum* und *Triturus viridescens* (Grant 1930*a*), *Ambystoma jeffersonianum* und *Ambystoma opacum* (Grant 1931-1932*a*). Bei allen vier Arten wird die 1. Häutung als ein konstantes Merkmal der Umwandlung betrachtet, und Grant bezieht alle Veränderungen der Larven vor der 1. Häutung auf diese 1. Häutung. Grant unterscheidet ein "incipient metamorphic stage" und ein "metamorphic stage". Um später die Bedeutung der genauen Beschreibung des Ablaufes der Metamorphose bei *S. sal.* zu erkennen, will ich die von Grant an den vier amerikanischen Salamanderarten gefundenen Kriterien kurz wiedergeben:

Obschon die Pigmentierung bei allen Larven mehr Abweichungen als alle anderen Änderungen während der Umwandlung zeigt, so kann doch bei einzelnen Arten *(Ambystoma punctatum, Triturus viridescens)* nur die Veränderung in der Pigmentierung die nahende Metamorphose anzeigen.

Ambystoma punctatum:

1. "incipient metamorphic stage" (geht 4—8 Tage der Metamorphose voraus).
   - *a*) Auftreten von schwarzen Pigmentzonen.
   - *b*) Anlagen von "acinous glands".
   - *c*) Beginn der Schilddrüsenaktivität.

2. "metamorphic stage".
   - *a*) Flossensaumreduktion (geht der 1. Häutung 1—3 Tage voraus).

b) Reife "acinous glands".
c) Verschwinden der Leydig'schen Zellen.
d) Häutung.
e) Erwachsene Pigmentierung.

Triturus viridescens:

Der Metamorphoseablauf ist identisch mit demjenigen von *Ambystoma punctatum*. Der Gesamtprozess verläuft aber langsamer. Die Pigmentänderung (incipient metamorphic period) geht der Metamorphose 1—8 Tage voraus und die Flossensaumreduktion (metamorphic stage) beginnt 2—6 Tage vor der 1. Häutung. Der Grossteil der Larven häutet sich allerdings 3 oder 4 Tage nach Beginn der Flossensaumreduktion.

Ambystoma jeffersonianum:

Pigmentänderungen erscheinen erst einige Tage nach der 1. Häutung. Die Larven sind charakterisiert durch die ungewöhnlich langen, schmalen Zehen. Das Stumpfwerden dieser langen Zehen ist meist das erste Merkmal der "incipient metamorphic period". Dieses Stumpfwerden kann aber auch gelegentlich später eintreten und mit der beginnenden Reduktion des dorsalen und ventralen Flossensaumes zusammenfallen. Die Abrundung der Zehen beginnt 1—3 Tage vor der 1. Häutung und der Beginn der Flossensaumreduktion 1 oder 2 Tage vor der 1. Häutung. Die erste Häutung leitet hier erst die eigentliche "metamorphic period" ein. Eine milchige Trübung der Flossen kann öfters der Atrophie vorausgehen. Als weitere histologische Kriterien gibt GRANT die Reduktion der Leydig'schen Zellen in der unter der Gular-Operkelfalte liegenden Haut während der "incipient metamorphic period". Sind in dieser Hautpartie die Leydig'schen Zellen verschwunden, so hat die Larve gerade die Periode der 1. Häutung erreicht. Während der "incipient period" ändert sich ebenfalls das Blutbild. Die Leukocyten nehmen während dieser Periode stark zu.

Ambystoma opacum:

Als Kriterien der "incipient metamorphic period", die der 1. Häutung 1—2 Tage voraus gehen, findet GRANT die Zuspitzung des Schnauzenumrisses und den Beginn der Atrophie des Flossensaumes. Ein allgemeines Dunklerwerden der Haut kann gelegentlich bei genauer Kontrolle ebenfalls als Kriterium verwendet werden. Die Leydig'schen Zellen verhalten sich wie bei *Ambystoma jeffersonianum*. Eine Vermehrung der Leukocyten konnte nicht nachgewiesen werden.

Die Analyse dieser vier Umwandlungen zeigt deutlich das unterschiedliche Verhalten der einzelnen Merkmale bei den vier Salamanderarten:

1. Zeitliche Verschiebungen im Einsetzen gleicher Veränderungen bei den vier Arten.

2. Verschiedene Geschwindigkeiten im Ablaufe ein und derselben Veränderung bei den verschiedenen Arten.
3. Auftreten neuer Merkmale.

GRANT begnügt sich mit der Aufstellung dieser Kriterien und deren zeitlichen Fassung; sie sieht ab von der Einbeziehung sämtlicher Veränderungen der Larve während der Umwandlung.

b) *FESTLEGUNG VON STADIEN WÄHREND DER UMWANDLUNG VON* S. sal.

Der Vergleich der Protokolle meiner während der Umwandlung beobachteten Larven ergab entgegen den Beobachtungen von UHLENHUTH (1913), THEIS (1932) u. a. eine grosse Regelmässigkeit im Ablaufe der einzelnen Resorptions- und Aufbauprozesse. Die von GRANT untersuchten vier amerikanischen Salamanderarten zeigen k e i n e so grosse Regelmässigkeit. Zur Festlegung der Metamorphosestadien beschränke ich mich auf wirklich charakteristische, leicht fassbare Merkmale. Ich sehe davon ab, möglichst viele der Veränderungen, welche *S. sal.* während der Umwandlung erfährt, in die Beschreibung einzubeziehen. Die verschiedenen Abbau- und Aufbauprozesse sollen dann erst nach der Fixierung der Stadien zur möglichst vollständigen qualitativen, quantitativen und zeitlichen Erfassung der Metamorphose des Feuersalamanders in die Stadienbeschreibung einbezogen werden. Die Variationsbreite der für die Stadienbeschreibung benutzten Merkmale wird ebenfalls ausser Acht gelassen und erst bei dieser feineren Analyse der Umwandlung berücksichtigt. Die Stadien beziehen sich auf Larven, die bei einer Temperatur von ungefähr 20° C einzeln aufgezogen wurden und Längen von 55—70 mm erreichten. Die Pigmentierung zeigt bei allen Larven mehr Abweichungen als alle anderen Änderungen während der Umwandlung. Aus diesem Grunde wird die Beschreibung der Stadien ohne die Einbeziehung der Farbveränderung vorgenommen.

Wie bei den von GRANT (1930*a*, 1931-32*a*) analysierten amerikanischen Salamandern, so erwies sich auch bei *Salamandra sal.* L. die 1. Häutung als ein sehr konstantes und leicht fassbares Kriterium innerhalb der Metamorphose. Ich bezeichne eine Larve am Tage der 1. Häutung mit S t a d i u m O (Null). Die Larven haben

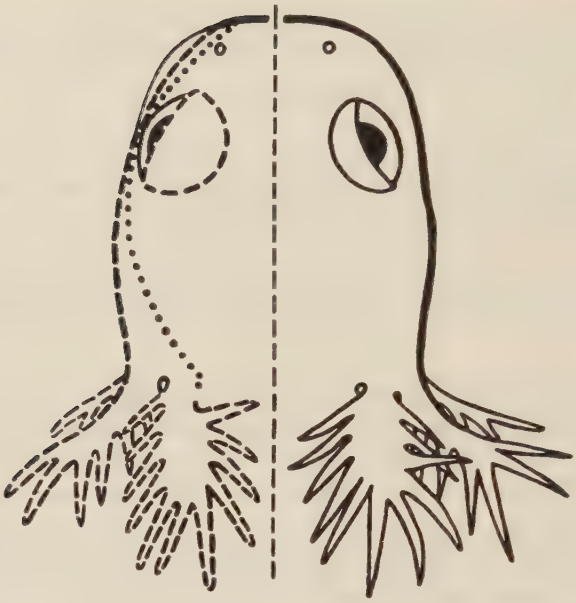


Abb. 11.

Die rechte Seite gibt den larvalen Kopfumriss mit den tief im Kopf liegenden Augen wieder. Die linke Seite stellt Etappen des Kopfumrisses während der Umwandlung dar. Man beachte, dass die Augen auf Stadium 0 bereits vollkommen erhöht sind!

——— larval; – – – – Stadium 0; ..... Stadium +10.

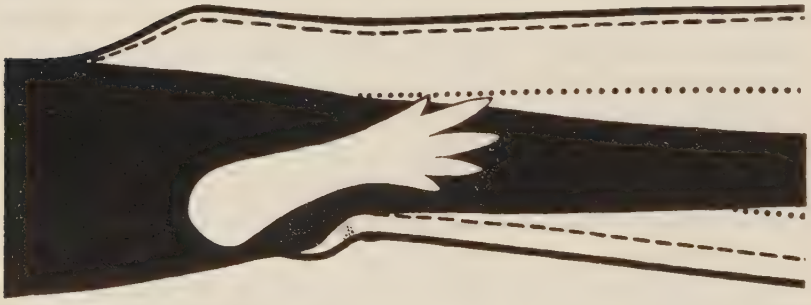


Abb. 12.

Markante Etappen der Flossensaumreduktion.

——— larval; – – – – Stadium —5; ..... Stadium 0 (1. Häutung).

am Tage der 1. Häutung einen Metamorphosegrad erreicht, der anhand der Abbildungen 11, 12 und 13 näher beschrieben werden soll, damit eine eventuelle disharmonische Umwandlung einer Larve sofort erkannt werden kann. Eine Larve auf Stadium O zeigt noch

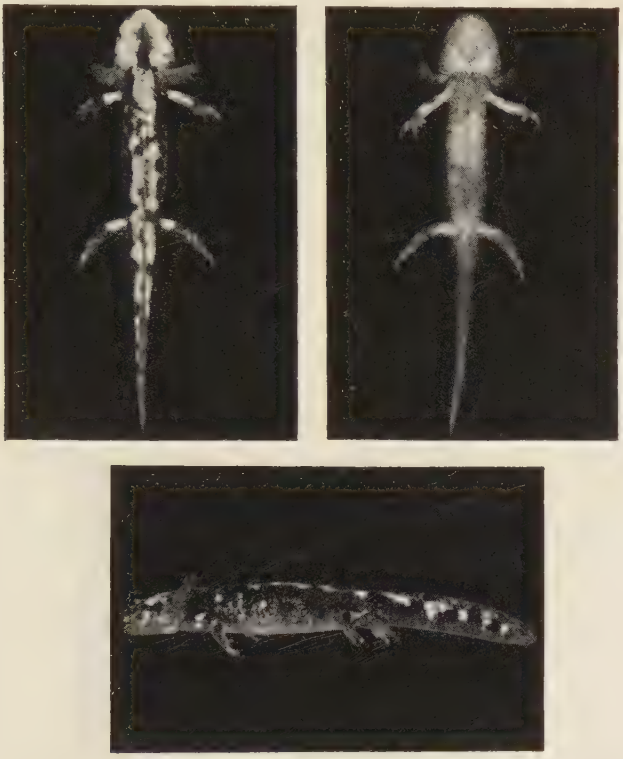


Abb. 13.
Salamandra salamandra L.
Stadium 0, M 37. Länge: 69 mm.

mehrere larvale Züge. Sie hält sich im Wasser auf und kann Tubifex fressen. Die Kiemen zeigen vorwiegend larvales Aussehen, und die Kiemenspalten sind noch offen. Vermischt mit diesen larvalen Merkmalen sind bereits deutliche metamorphotische Veränderungen sichtbar. Die Augen sind vollkommen erhöht, und die Schnauze ist bereits deutlich zugespitzt. Die für den umgewandelten Salamander typischen Median-, Parotiden- und Augenpori sind ziemlich gut

sichtbar. Abbildung 11 gibt auf der rechten Bildhälfte den halben Umriss des vollkommen larvalen Kopfes mit den flach im Kopf liegenden Augen, auf der linken Bildhälfte gestrichelt den halben Kopfumriss mit den vorstehenden Augen von Stadium O wieder.

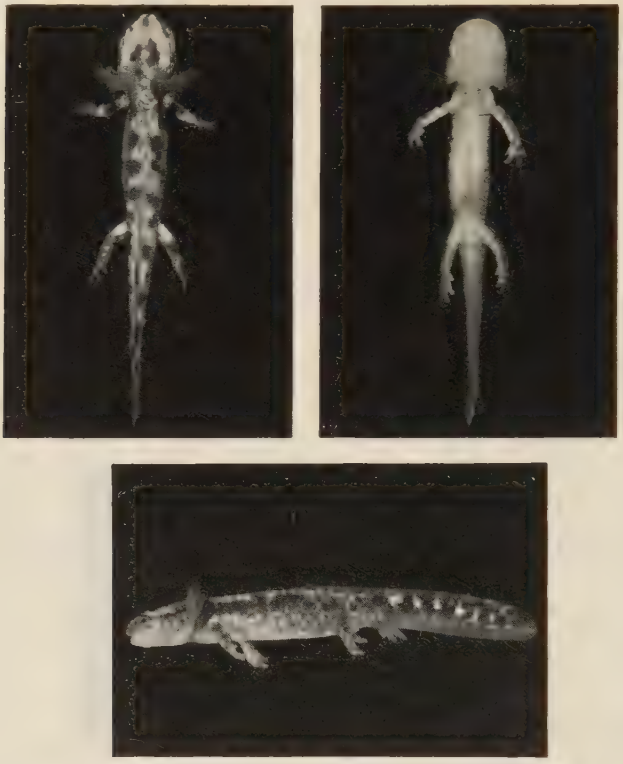


Abb. 14.
Salamandra salamandra L.
Stadium —5, M 45. Länge: 67 mm.

Der Flossensaum hat auf Stadium O einen charakteristischen Resorptionsgrad erreicht. Der obere und untere Flossensaum sind beträchtlich schmäler geworden. Die Ansatzstelle des oberen Flossensaumes ist infolgedessen vom Rücken nach hinten bis auf Kloakenhöhe verschoben. Diese auf die Kloakenhöhe verschobene Ansatzstelle ist ein für Stadium O besonders typisches Hilfskriterium. Die Ansatzstelle des unteren Flossensaumes befindet sich

meist hinter der Schwanzmitte. Abbildungen 12 und 13 geben diese Etappen in der Flossensaumreduktion wieder. Der voll ausgezogene Umriss (Abb. 12) stellt den larvalen, der punktierte den Flossensaumumriss von Stadium O dar.

Am Tage nach der 1. Häutung bezeichne ich eine Larve mit Stadium + 1; 2 Tage nach der 1. Häutung hat die Larve Stadium + 2 erreicht u.s.w.. Tiere nach der 1. Häutung bezeichne ich also mit positiven Indices. Im Gegensatz dazu verwende ich negative Indices bei Larven, die sich noch nicht gehäutet haben. Eine Larve ist z.B. in Stadium — 6, wenn die 1. Häutung erst nach 6 Tagen erfolgt u.s.w. Die negativen Indices geben die Zahl der Tage vor dem 1. Häutungstage und die positiven Indices die Zahl der Tage nach dem 1. Häutungstage an.

Die Beschreibung von Stadium 0 zeigte, dass bereits vor diesem Zeitpunkte metamorphotische Veränderungen an der Larve vor sich gehen. Es fragt sich nun, ob unter diesen Merkmalen Kriterien zu finden sind, die zeitlich fassbar sind und erlauben, Stadien vor der 1. Häutung festzulegen. Die Flossensaumreduktion erwies sich als ein sicheres, objektiv bestimmbares Merkmal. Obschon der Beginn der Erhöhung der Augen mit dem Beginn der ersten Veränderungen am Flossensaume zeitlich zusammenfällt, so muss doch die allmähliche Erhöhung der Augen als Hilfskriterium weggelassen werden, da die Wertung der erreichten Augenerhöhung durch die ungenaue morphologische Bestimmbarkeit des jeweiligen Grades individuell stark abweichend beurteilt wird. Besonders der Beginn der Augenerhöhung ist schwierig zu erkennen, denn der Vorgang geht ganz allmählich vor sich und kann eigentlich erst 6—7 Tage vor der 1. Häutung von blossem Auge eindeutig gesehen werden. Pigmentänderungen während dieser Periode bewirken dazu noch mannigfache Täuschungsmöglichkeiten.

Stadium — 5 lässt sich durch den charakteristischen Verlauf des unteren Flossensaumrandes objektiv festlegen. Um den Zustand des unteren Flossensaumes in diesem Stadium verstehen zu können, muss ich den larvalen Bau kurz beschreiben. Der ventrale Flossensaum ist schmäler als der dorsale, erreicht seine grösste Breite auf der hinteren Hälfte des Schwanzes und verläuft bis zur Kloake. Kurz vor der Kloakenöffnung tritt im hier schon niedrigen Flossensaum eine zum After hin tiefer werdende Rinne auf, so dass die Lappen der Kloakenspalte nichts anderes sind als die durch

diese Rinne gegabelte Fortsetzung des ventralen Flossensaumes (Dennert 1924). Abbildung 12 gibt den Verlauf des larvalen Flossensaumes in der Seitenansicht wieder. Ungefähr auf Stadium — 15 beginnt, zeitlich mit dem Anfang der Augenerhöhung zusammenfallend, die Resorption der Lappen der Kloakenspalte (Kloakenmodellierung). Gleichzeitig fängt, während der obere Flossensaum noch keine Resorption erkennen lässt, der untere ganz allmählich an schmäler zu werden. Die beiden Reduktionen (eigentlich ist es ein und dieselbe) haben zur Folge, dass die Ansatzstelle des ventralen Flossensaumrandes sich der Kloake entlang schwanzwärts verschiebt und 5 Tage vor der 1. Häutung in dem von Kloake und Schwanz gebildeten Winkel liegt oder ganz wenig schwanzwärts verschoben ist. Der Saumrand bildet mit dem Schwanzstamm einen maximal spitzen Winkel. 1—3 Tage vor diesem Zeitpunkte liegt die Ansatzstelle ebenfalls im Winkel Kloake — Schwanz; aber der vom Flossensaum mit dem Schwanzstamm gebildete Winkel ist merklich grösser. Der gestrichelte Flossensaumumriss in Abbildung 12 zeigt ungefähr den Verlauf des Flossensaumrandes auf Stadium —5. Bemerkenswert ist auf diesem Stadium die geringe Resorption des dorsalen Flossensaumes und deshalb sein noch vollkommen larvales Aussehen, mit der Ecke am Beginn der Rückenpartie. Abbildungen 13 und 14 geben in verschiedener Ansicht Stadium 0 bezw. Stadium —5 wieder.

Stadien vor Stadium —5 können trotz grosser Übung und grösster Vorsicht nur annähernd bestimmt werden. Wohl beginnen in vielen Fällen die Erhöhung der Augen und die "Modellierung der Kloake" als erste metamorphotische Veränderungen ungefähr 15 Tage vor der 1. Häutung (Stadium —15). Diese Veränderungen gehen aber äusserst langsam vor sich und ermöglichen deshalb nur eine ungenaue Schätzung ihres Differenzierungsgrades. Bei Larven, die vom gleichen Weibchen stammen und unter denselben Bedingungen gehalten werden, können immerhin durch Vergleiche Stadien vor Stadium —5 auf 1—3 Tage genau festgelegt werden. Bei der Beobachtung von Larven, bei denen aus irgend einem Grunde die Umwandlung später eintrat, oder die sich sonst abnorm verhielten, zeigte es sich, dass die "Kloakenmodellierung" und geringe Augenerhöhung längere Zeit auf dem gleichen Stand verbleiben können, ohne dass ein weiterer Fortschritt festzustellen wäre. Erreichten aber diese Larven schliesslich das am ventralen

Flossensaume morphologisch bestimmbare Stadium —5, so schritt die weitere Umwandlung unweigerlich fort, und in keinem Falle wurden mehr als 6 Tage bis zur 1. Häutung gebraucht. In zwei Fällen M 134 und M 138 trat sogar eine Beschleunigung der Resorptionsprozesse ein, so dass bereits nach 3 Tagen die 1. Häutung eintrat. Durch diese Beobachtungen erhält Stadium —5 eine erhöhte Bedeutung; denn erst von diesem Momente an kann vom eigentlichen Beginn der Metamorphose gesprochen werden. Mit Stadium +10 bis +11 sind die Larven "vollkommen" umgewandelt. Auf Grund dieser Tatsachen können die von mir aufgestellten Stadien in drei Gruppen aufgeteilt werden:

Praemetamorphosestadien: ca. —15 bis —5.
Metamorphosestadien: —5 bis ca. +10.
Postmetamorphosestadien: von ca. +10 an.

Entsprechend bezeichne ich die Periode vom Beginne der "Kloakenmodellierung" und Augenerhöhung (meist Stadium —15) bis zu Stadium —5 mit Praemetamorphose (entspricht bei GRANT ungefähr: "the incipient metamorphic period"); die Periode von Stadium —5 bis ca. +10 mit Metamorphose (entspricht bei GRANT: "the metamorphic period") und die Periode von Stadium +10 an mit Postmetamorphose.

Die Metamorphose von *S. sal.* dauert also bei einer Temperatur von ungefähr 20° C ca. 16 Tage. Wird die Praemetamorphose noch einbezogen, so braucht die Larve von den frühesten äusserlich sichtbaren Veränderungen bis zur "fertigen" Umwandlung in den jungen Salamander ungefähr 25 Tage.

Ich bin mir vollauf bewusst, dass diese Einteilung eine künstliche ist; denn Anfang und Ende dieses Prozesses sind unmöglich genau zu fassen.

c) *ANALYSE VERSCHIEDENER UMWANDLUNGSMERKMALE MIT HILFE VON EINZELBEOBACHTUNGEN UND VON MESSUNGEN.*

Mein Ziel war nicht nur, Stadien aufzustellen, sondern auch, den zeitlichen Verlauf und das gegenseitige Verhalten der verschiedenen Resorptionsprozesse sowie die Änderung der Verhaltensweise der Larve während der Umwandlung möglichst klar zur Darstellung zu bringen.

Zur Festlegung der äusseren Veränderungen der Larven während ihrer Umwandlung erwies es sich als vorteilhaft, diejenigen Körperteile der Larven, die sich während der Umwandlung ändern, auszumessen. Um diese Messungen ausführen zu können, wurden

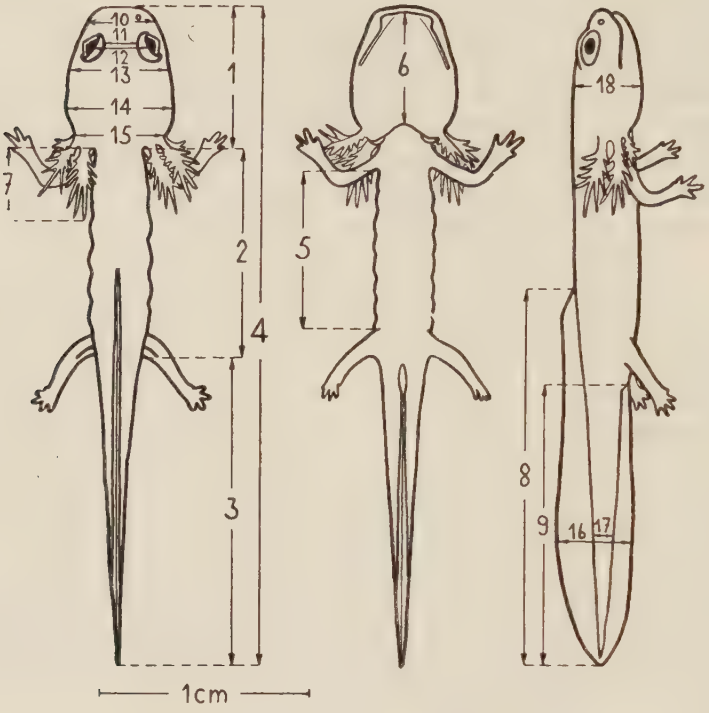


Abb. 15.

Schematische Darstellung einer Larve von *Salamandra salamandra* L. zur Festlegung der Fixpunkte und der ausgemessenen Strecken. Die Zahlen beziehen sich auf die Beschreibung der betreffenden Strecken im Text.

charakteristische Strecken an der Larve festgelegt. Blount (1935) führte Messungen an *Ambystoma*-Larven aus und gibt eingehende Erläuterungen über die Wahl seiner Mess-Strecken. Blount wollte lediglich die Einwirkung von Hypophysenimplantationen auf die verschiedenen Körperregionen der Larven nachweisen; deshalb verwendete er sehr viele Mess-Strecken und brach seine Messungen kurz vor der Umwandlung ab. Für unsere Messungen wurden Strecken eingeführt, die während der Umwandlung mög-

lichst grosse Veränderungen erfahren und die einzelnen Umwandlungsmerkmale klar repräsentieren. Bei einigen dieser Strecken fehlen aber die für deren Ausmessung notwendigen Fixpunkte (Kopfbreite, Schwanz-Flossensaumhöhe, etc.), so dass derjenige, der die Messungen ausführt, für die betreffenden Strecken Pigmentfixpunkte festlegen muss, um die Messungen während der Larvenperiode und während der Umwandlung stets an der gleichen Stelle ausführen zu können. Abbildung 15 sowie die Beschreibung der ausgemessenen Strecken bestimmen die Lage der Mess- und Fixpunkte.

Die Beschreibung der ausgemessenen Strecken.

1. K o p f l ä n g e : Abstand der Schnauzenspitze vom Innenrande der Basis des dritten Kiemenstammes.
2. R u m p f l ä n g e : Abstand der Basis des dritten Kiemenstammes von der Innenseite des Hinterbeinursprungs.
3. S c h w a n z l ä n g e : Abstand des Hinterbeinursprungs von der Schwanzspitze.
4. T o t a l l ä n g e : Strecke von der Schnauzenspitze bis zur Schwanzspitze.
5. B a u c h l ä n g e : Kürzeste Distanz zwischen Vorder- und Hinterbeinursprung.
6. G u l a r d i s t a n z : Kürzester Abstand des Unterkieferrandes vom Gularrand (in der Medianlinie gemessen).
7. K i e m e n l ä n g e : Abstand der distalsten Kiemenastspitze der dritten Kieme von der Wurzel des Kiemenstammes nächst dem Körper.
8. O b e r e F l o s s e n s a u m l ä n g e : Distanz zwischen dem Rückenansatz des dorsalen Flossensaumes und der Schwanzspitze.
9. U n t e r e F l o s s e n s a u m l ä n g e : Distanz vom Ansatze des ventralen Flossensaumes an der Kloake bis zur Schwanzspitze.
10. S c h n a u z e n b r e i t e : Wird gemessen in der Mitte zwischen Schnauzenspitze und vorderem Augenbecherrande.
11. A u g e n a b s t a n d I : Kürzester Abstand der Augenbecher.
12. A u g e n a b s t a n d II : Abstand der obersten Punkte der beiden Augenbecherränder.
13. K i e f e r e c k e n a b s t a n d : Wird hinter dem Rande der beiden Augenbecher gemessen.
14. K o p f b r e i t e : Wird auf $^2/_3$ Höhe des Abstandes: hinterer Augenbecherrand—Basis des zweiten Kiemenstammes, gemessen.

15. Parotidenabstand: Strecke zwischen den lateralen Ansatzstellen der zweiten Kiemenstämme.
16. Flossensaumhöhe: Wird an der Stelle ihrer maximalen Höhe, hinter der Mitte der unteren Flossensaumlänge, gemessen.
17. Schwanzstammhöhe: Wird an der gleichen Stelle wie 16 bestimmt.
18. Kopfhöhe: Wird hinter den beiden Augenbechern gemessen.

Im Ganzen wurden 7 Larven ausgemessen. Die erhaltenen Werte sind in der Zoologischen Anstalt der Universität Basel deponiert.

1. *Die Veränderung des Farbmusters.*

Die Beeinflussbarkeit der Larven-Pigmentierung gab Anlass zu zahlreichen Versuchen (v. Frisch 1920, Herbst 1924 u. 1925, Marx 1929 u. a.). Sie hatten den Zweck, von der Norm abweichende Zeichnungsmuster der jungen Salamander experimentell zu provozieren und so die Ursache der Variabilität im Farbkleide der Salamander zu klären. Man erhielt auch bei den Versuchstieren öfters extrem helle oder dunkle junge Feuersalamander. Im Verlaufe ihrer weiteren Entwicklung glichen sich die Differenzen aber aus, so dass wir von einer erblichen Fixierung des definitiven Zeichnungsmusters sprechen können, das allerdings innerhalb einer gewissen Amplitude schwanken kann.

Himmer (1924) untersuchte den physiologischen und morphologischen Farbwechsel und Berweger (1926) die Entwicklung der pigmentführenden Zellen in der Haut von *S. sal.* In diesen beiden Arbeiten und in derjenigen von Marx (1929) finden sich ab und zu sehr genaue Beschreibungen über das Verhalten der verschiedenen Pigmentarten während der Larvenperiode und der Umwandlung. Um nicht aus dem Rahmen meiner Arbeit zu treten, sehe ich von diesen Arbeiten ab und gebe nur ganz kurz eine Beschreibung der Veränderung des Farbmusters, wie es ein Beobachter von blossem Auge oder mit schwacher Lupenvergrösserung zu Gesicht bekommt.

Sowohl unter den Winterlarven als auch unter den im Frühling geborenen findet man jeweilen beträchtliche Unterschiede der Färbung. Die Larven desselben Weibchens verhalten sich im allgemeinen ähnlich. Sie können ein einheitlich dunkel-braunes bis schwarzes Aussehen zeigen; in den meisten Fällen aber besitzen sie ein Zeichnungsmuster, das durch die besondere Anordnung der

Melanophoren bestimmt wird. Anhäufungen von Melanophoren heben sich zu beiden Seiten der Medianlinie als braune bis schwarze Flecken, die durch Ausläufer verbunden sein können, vom hellen, grau- bis oliv-grünen Untergrunde, der nur spärlich mit Melanophoren besetzt ist, ab. Pigmentkörnchen, die in den Epithelzellen eingelagert sein können (Epithelpigment), überziehen netzartig angeordnet fast sämtliche Körperteile (vergl. Abb. 16). Auch die für *S. sal.* charakteristischen, hellen, melanophorenfreien Stellen an den Beinwurzeln sind von diesem Netz überspannt. Die Menge des schwarzen Epithelpigmentes kann individuell sehr verschieden sein und den Hautton merklich beeinflussen (Himmer 1924). Der Bauch und der Hauptteil der Kehle sind frei von Pigmenten. Im unteren Teil der beiden Flanken, zwischen Vorder- und Hinterbeinen, verläuft ein Band von mehr oder minder dicht gelagerten Guanophoren, das dieser Zone bei geeigneter Beleuchtung ein silberglänzendes Aussehen verleihen kann. Auch ventral auf dem Herzschlauch befindet sich meistens eine Schicht Guanophoren.

Bei der Weiterentwicklung der Larven werden die Flecken durch den engeren Zusammenschluss der Melanophoren dunkler und somit das Zeichnungsmuster ausgeprägter. In einer lanzettförmigen Anhäufung sammeln sich öfters auf dem Kopf Melanophoren an. Die Spitze dieser "Lanzette" liegt zwischen den Augen, und der Schaft reicht bis hinter die Kiemengegend.

Mit Beginn der Praemetamorphose verändert sich der Charakter des Farbkleides. Schon etwas vorher bekommt die Oberseite der Larven durch das Zunehmen der Epithelschichten und die Lagerung der Chromatophoren ein sammtartiges Aussehen. Die Schwarzflekken beginnen allmählich an einzelnen Stellen zu anastomosieren und an Ausdehnung zu gewinnen, während an anderen Stellen sich Melanophoren ballen und verschwinden, so dass in solchen Gebieten der helle Untergrund an Ausdehnung gewinnt. Zu Beginn der Praemetamorphose zeigt aber das Zeichnungsmuster noch vorwiegend larvales Aussehen. Der helle Grundton beginnt sich in den folgenden Tagen zu differenzieren. Die Vermehrung der Guanophoren und der Lipophoren an diesen pigmentarmen Stellen gibt dem Untergrund eine gelbliche Färbung. Stadium —5 zeigt noch immer vorwiegend die larvale Anordnung des Zeichnungsmusters mit einer Farbveränderung gegen gelb. Die "Schwarzflecken" besitzen einen Braunton, und ihre Abgrenzung gegenüber dem

gelb-schmutzigen Untergrund ist vollkommen unscharf. Bauch und mittlere Zone der Kehle sind noch ohne Pigment.

Mit Beginn der Metamorphose (Stadium —5) verändert sich das Farbkleid rasch. Der Prozess der vollkommenen Verschmelzung der einzelnen Melanophoren schreitet auf dem Rumpf rasch vorwärts, während die Melanophoren des Kopfes nur langsam in diesen Zustand übergehen. Die "Schwarzflecken" sind ventralwärts

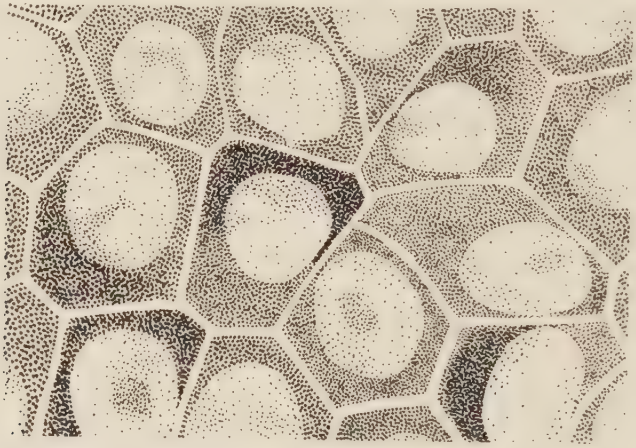


Abb. 16.

Rückenpartie der abgestreiften 1. Häutungsschicht mit Pigmentkörnchen in den abgeplatteten Epithelzellen (Epithelpigment).

an den Flanken meist verschmolzen, und die Larven sind durch diesen Prozess dunkler geworden. Zwischen dem allmählich zum dunklen Grund werdenden Schwarzpigment nehmen die nun zu Flecken und Streifen gewordenen Gelbpartien stark an Intensität zu. Die innerhalb dieser Gelbpartien liegenden Melanophoren verschwinden und sind nur mehr an den Rändern noch häufig anzutreffen. Ungefähr von Stadium —2 an beginnt sich die Unterseite zu pigmentieren, und bereits auf Stadium 0 haben Bauch und Kehle ein schwach russiges Aussehen. Die ganze Körperoberfläche erscheint matt und glanzlos; denn die Lipophorengranula besitzen noch nicht die leuchtende Farbe, und das Netz des Epidermispigmentes überdeckt noch die Oberseite des Tieres. Die gelben Zonen erhalten durch dieses Pigmentnetz und die noch eingeschlossenen Melanophoren ein schmutziges Aussehen. Mit dem Loslösen

der obersten verhornten Hautschicht (1. Häutung) erscheint das Farbbild wie von einem Schleier entblösst. Die sich ablösende Hautschicht hat nämlich durch die eingelagerten Melaninkörnchen bei vielen Larven ein dunkles Aussehen. Abbildung 16 gibt ein Stück der Rückenpartie dieses Schleiers (1. Häutungsschicht) wieder. In den folgenden Tagen wird die Zeichnung immer klarer und zwar aus verschiedenen Gründen:

1. Die sich ablösenden Hautschichten enthalten immer weniger eingelagertes Pigment, welches das Farbbild trüben könnte.

2. Die Melanophoren innerhalb der Gelbbezirke nehmen mit jedem Tag beträchtlich ab und sind auf Stadium +10 im Grossen und Ganzen verschwunden.

3. Die Lipophoren bilden eine zusammenhängende Schicht und die Lipophorengranula besitzen nicht mehr den larvalen, blassgelben Farbton (Berweger 1926), sondern haben mit Ende der Metamorphose die definitive, goldgelbe Färbung angenommen. Die unter der Lipophorenschicht liegende Guanophorenplatte wirkt dazu noch als Tapetum (v. Frisch 1920).

4. Der braunschwarze Grund wird durch die starke Vermehrung der Melanophoren immer dunkler.

Die Grenze zwischen Schwarz und Gelb ist längere Zeit noch unscharf, und überdies sind die beiden Bezirke öfters durch ein schmales, olivgrünes Band getrennt. Die Berussung des Bauches und der Kehle geht allmählich vor sich, und erst nach einigen Wochen oder Monaten sind die Epidermiszellen hier gleich pigmentiert wie die der Dorsalseite. Wir sehen, dass die Hauptperiode der Umwandlung des larvalen in das adulte Farbkleid mit Stadium —5 beginnt und mit Stadium +10 im Grossen und Ganzen beendet ist. Die feinere Differenzierung und endgültige Festlegung des Farbmusters und die vollständige Ausfärbung des Bauches und der Kehle fallen aber in die Postmetamorphose.

Die Pigmentveränderung vollzog sich bei den meisten der von mir beobachteten Larven in den eben beschriebenen Etappen. Es war mir deshalb möglich, nach dem Zustand des Farbkleides den bevorstehenden Beginn der Praemetamorphose oder der Metamorphose vorauszusehen. Die Farbveränderung ist aber kein unbedingt zuverlässiges Merkmal, da sie bei den einzelnen Individuen zeitlich weitgehend differieren kann. Darauf haben schon

verschiedene Autoren hingewiesen. Larven, die Dennert (1924) in Aquarien mit hohem Wasserstande (35—40 cm) aufzog, erreichten eine grössere Länge als andere Larven und bekamen längere Zeit vor dem Verlassen des Wassers die ganz scharf ausgeprägte Färbung der erwachsenen Salamander (!). Unter den von mir aufgezogenen Larven trat die Gelbfärbung bei den längsten, ältesten Larven ebenfalls schon während der Praemetamorphose oder schon früher ein. Das extremste Farbmuster innerhalb der Praemetamorphose könnte mit der Normalfärbung von Stadium −4 verglichen werden. Die Färbung des Kopfes verhielt sich dagegen wie diejenige von Stadium —3. Das Epidermispigment war bei dieser Larve ganz schwach ausgebildet.

Die Irispigmentierung erfährt während der Metamorphose ebenfalls charakteristische Veränderungen. Uhlenhuth (1913) hat diesen Prozess aus dem Komplex der Metamorphose herausgegriffen und beschrieben. Die Iris ist von gelbem Pigment erfüllt. Die Pupille und die Sklera erscheinen schwarz, und deshalb hebt sich die Iris während des ganzen Larvenlebens als ein gelber Ring vom schwarzen Grund ab. Uhlenhuth bezeichnet diesen Ring der Kürze halber als "larvalen Irisring". Bei ganz jungen Larven ist der Irisring lichtgelb, fast zitronengelb und wird später dunkler und schliesslich orangegelb (Uhlenhuth). Nach meinen Beobachtungen wird der Irisring mit Eintritt der Metamorphose (Stadium −5) von Melanophoren verdrängt. Auf Stadium 0 sind immer noch grössere gelbe Flecken sichtbar, und mit Erreichung von Stadium +2 bis +3 ist die Iris schwarz. Winzige gelbe Pünktchen sind aber oft noch nach Wochen und Monaten sichtbar. Uhlenhuth findet eine völlige Schwärzung der Iris meist etwas vor dem Abwerfen der "Larvenhaut". Da sich aber eine Larve während der Metamorphose mehrmals häutet (siehe S. 468), so kann sich Uhlenhuth leicht im Eintritt der 1. Häutung getäuscht haben. Nur grosse, dunkel pigmentierte Larven hatten in meinen Zuchten öfters bereits auf Stadium 0 geschwärzte Iris.

2. *Die Umwandlung der Augen.*

Bereits auf Seite 445 wies ich auf die schwierige Bestimmung des Beginns der Augenerhöhung hin. Auf Grund vieler Beobachtungen kam ich zum Schluss, dass die ersten Anfänge ungefähr 15 Tage vor die 1. Häutung zu setzen sind. Auf Stadium 0 sind die Augen voll-

kommen erhöht. Wird die Lage des larvalen Auges mit Null bezeichnet und die vollständige Augenerhöhung mit 10, so können die Praemetamorphose- und Metamorphosestadien ungefähr mit folgenden Zahlen für den Grad der Augenerhöhung belegt werden:

Stadium	—15	0
Stadium	—10	1—2
Stadium	—8	2—3
Stadium	—5	5
Stadium	—2	7—8
Stadium	0	10

Mit dem Einsetzen der Metamorphose tritt also eine Beschleunigung in der Umwandlung der Augen ein.

Die Erhöhung der Augen versuchte ich ebenfalls objektiv durch Messungen festzulegen. Die Differenz von Augenabstand (I) [11] und Augenabstand (II) [12] (siehe S. 449 u. Abb. 15) gibt ein Mass für den Grad der Umwandlung der Augen; denn gleichzeitig mit der Erhöhung verschiebt sich die Sehachse von der larval eher vertikalen Lage in Richtung der horizontalen, und der obere Augendeckel wächst seitwärts. Die beiden Kurvengruppen von Abb. 17 geben das Verhalten dieser beiden Mess-Strecken bei 3 Larven wieder. Die stark ausgezogene Kurve soll den Normalverlauf der fiktiven "Mittellarve" darstellen. Wir sehen, wie sich der Abstand der beiden Augen (Augenabstand (I) [11]) während des normalen Larvenwachstums vergrössert, dann aber während der Praemeta-

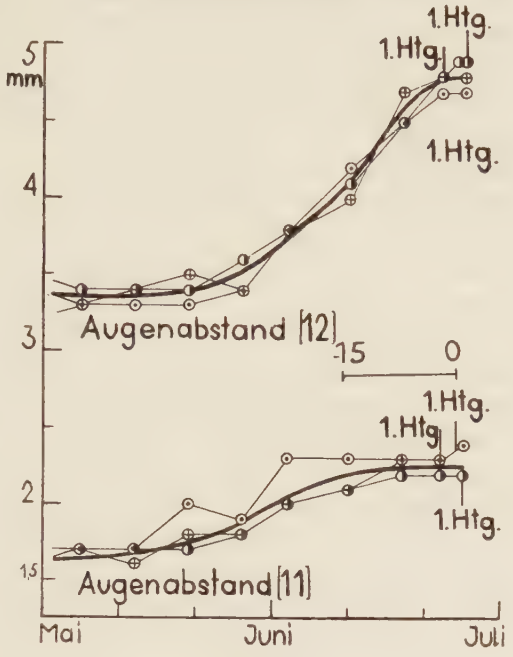


Abb. 17.

Durch Vergleich der beiden Kurvengruppen (Augenabstand [11] und Augenabstand [12]) wird der Prozess der Augenerhöhung ersichtlich. ⊙ = M 1; ◯ = M 3; ⊕ = M 4; 1. Htg. = Stadium 0; |———| Periode der Augenerhöhung der fiktiven „Mittellarve". Die eingeklammerten Zahlen beziehen sich auf Abbildung 15.

morphose nur noch schwach zunimmt und mit Beginn der Metamorphose gleich bleibt. Augenabstand (II) [12] wird ebenfalls entsprechend dem Wachstum des Kopfes grösser, setzt aber mit Beginn der Praemetamorphose bis zu Stadium 0 sein Wachstum fort. Diese Zunahme während der Praemetamorphose und Metamorphose beruht zum grössten Teil auf der in dieser Zeit einsetzenden Augenerhöhung. Ein Vergleich der beiden Kurvengruppen zeigt deutlich den Prozess der Augenerhöhung zur Zeit der Praemetamorphose und Metamorphose. Der Beginn der Augenumwandlung kann nicht aus den Kurvenbildern herausgelesen werden; denn wie aus der graphischen Darstellung ersichtlich, ist dieser Vorgang ein ganz allmählicher.

Die Variationsbreite im Grade der Augenerhöhung während der verschiedenen Stadien scheint ziemlich gross zu sein. Diese Angaben sind aber wahrscheinlich zu einem grossen Teile auf die durch verschiedenartige Pigmentierung hervorgerufene Täuschung in der Abschätzung des Grades der Erhöhung zurückzuführen.

Parallel mit der Augenerhöhung geht die Lidbildung; sie ist ebenfalls auf Stadium 0 abgeschlossen.

Naef (1923) hat die Frage des Einflusses der Augenumwandlung auf den Nahrungserwerb während dieser Periode untersucht. Er sieht seine Larven während dieser Zeit öfters neben den Futterbissen schnappen, und er nimmt an, dass sich während dieser Periode die optischen Einrichtungen der Augen auf das Landleben einstellen, und dass deshalb die Larven zuletzt im Wasser weitsichtig sind. Unsere Tiere schnappten erst mit Beginn der Metamorphose, also zur Zeit der beschleunigten Augenerhöhung, gelegentlich daneben. Dies soll aber nicht heissen, dass sie während dieser Periode wahllos herumtappen. Tubifex, die ich den Metamorphosestadien —5 bis 0 im Abstande von ½ — 1 cm vor die Schnauze legte, wurden von ihnen gesehen und öfters auch gefressen. In dieser Metamorphoseperiode beginnt dann aus anderen Gründen eine Hungerperiode von einigen Tagen (siehe S. 473).

Die Larve M 150, die am 26.V.1937 Stadium 0 erreichte und im Stadium +2 das Wasser verliess, brachte ich am 30.VI.1937 wiederum ins Wasser zurück. Der junge Salamander hatte eine Länge von 53 mm erreicht. Er konnte sich im Wasser im Gegensatz zu vielen anderen hauptsächlich mit Hilfe der Buccopharyngeal-Atmung (siehe S. 475) den nötigen Sauerstoff zuführen. Am 8.VII.

1937 reichte ich ihm im Abstande von 1 — 0,5 cm von der Schnauze unter Wasser einen Klumpen Tubifex hin (Wassertemperatur 20°—21° C). Er drehte den Kopf nach den Tubifex und schnappte danach. Es gelang ihm trotz der Anpassung der Augen an den Landaufenthalt und der vollständigen Reduktion der Lippensäume einige Tubifex zu fressen.

Die Feststellung von Naef muss also dahin berichtigt werden, dass die Larven in der Periode vor dem "An Land Gehen" aus Gründen, die mit der gesamten Umwandlung im Zusammenhange stehen, die vorgesetzte Nahrung nicht beachten oder verweigern. Die Umstellung der optischen Einrichtungen spielt nur eine untergeordnete Rolle.

3. *Die Reduktion des oberen und unteren Flossensaumes.*

Anlässlich der Einführung von Stadien (S. 445) gab ich eine kurze Beschreibung des larvalen Zustandes der beiden Saumteile und verwies mehrmals auf den Reduktionsgrad des dorsalen und ventralen Flossensaumes während der Umwandlung (S. 446), ohne aber die Reduktion allgemein zur Darstellung gebracht zu haben. Dennert (1924) gibt eine eingehende Beschreibung des histologischen Baues und der Veränderung des Flossensaumes während der Umwandlung. Nach Kornfeld (1914) beginnt die Flossensaumreduktion bereits einige Tage vor dem "An Land Gehen" der "Larven"; in den letzten 1—3 Tagen des Wasserlebens erfolgt eine plötzliche Beschleunigung in der Rückbildung; aber die letzten Reste verschwinden erst nach dem "An Land Gehen". Dennert machte ähnliche Beobachtungen; seine "Larven" hatten meist nach 4-tägigem Landaufenthalt einen gänzlich abgerundeten Schwanz. Bei Larven, die lange im Wasser blieben, war beim "An Land Gehen" von den Flossensäumen fast nichts mehr nachweisbar. Im Folgenden beziehe ich die Reduktion des oberen und unteren Flossensaumes auf die von mir festgelegten Stadien.

Die Flossensaumreduktion beginnt ungefähr auf Stadium —15. An den beiden Lappen der Kloakenspalte sind die ersten Resorptionserscheinungen sichtbar; bald darauf beginnt der ventrale Flossensaum schmäler zu werden, während der dorsale Saum noch keine Veränderungen erkennen lässt. Histologische Untersuchungen der beiden Flossensäume zeigten, dass am ventralen Flossensaume die regressiven Vorgänge früher und auch intensiver einsetzen als

am dorsalen Saume (Dennert). Von Stadium —5 an beginnt die Ansatzstelle des ventralen Flossensaumrandes vom Winkel Kloake— Schwanzstamm rasch nach hinten zu rücken, so dass sich auf Stadium 0 der Saumrest hinter der Schwanzmitte befindet und auf Stadium +2 bis +3 überhaupt gänzlich verschwunden ist. Der obere Flossensaum lässt erst von Stadium —6 an deutliche Resorptionserscheinungen erkennen. Schon auf Stadium —4 ist die für den Rückenteil des Flossensaumes typische Ecke fast vollständig ausgeglichen. Von diesem Momente an beginnt die Ansatzstelle des dorsalen Flossensaumrandes rasch nach hinten zu rücken. Auf Stadium 0 erreicht sie die für dieses Stadium typische Lage auf Kloakenhöhe. Bereits auf Stadium +5 bis +7 ist der Flossensaum gänzlich resorbiert.

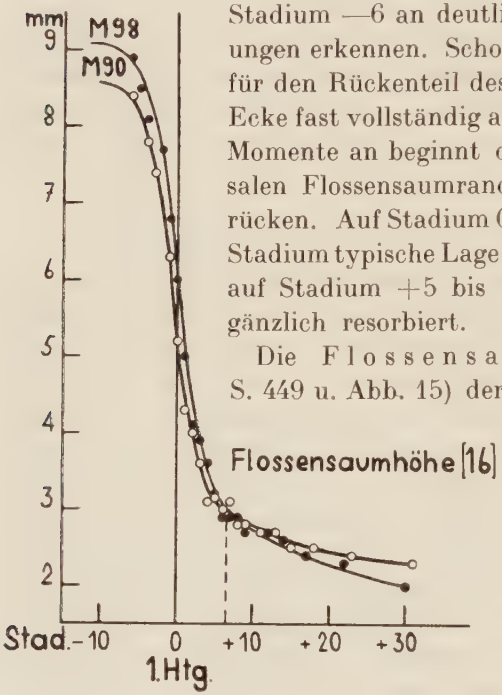


Abb. 18.

Abnahme der Flossensaumhöhe [16] während der Umwandlung. ○ = M 90; ● = M 98.

Die Flossensaumhöhe [16] (siehe S. 449 u. Abb. 15) der Larven M 90 und M 98 wurde während der Umwandlung gemessen; die beiden Kurven in Abbildung 18 zeigen die auf den verschiedenen Stadien gemessenen Höhen in graphischer Darstellung. Der gleichmässige Verlauf der beiden Kurven beweist die grosse Regelmässigkeit, mit der der Abbau der Flossensäume vor sich geht. Auf Stadium —9 bis —8 kann das erste Schmälerwerden des Flossensaumes festgestellt werden. Auf Stadium —5 bis —4 setzt die eigentliche Resorption der Flossensäume ein, so dass auf Stadium 0 die halbe Höhe erreicht ist, und auf Stadium +5 nur noch kleine Reste des oberen Flossensaumes übrig bleiben, die ein bis zwei Tage später restlos verschwinden. Die gestrichelte Linie gibt den Zeitpunkt der vollständigen Resorption an. Die weitere Abnahme geht auf Kosten des Schwanzstammes.

Die graphische Darstellung der dorsalen Flossensaumlänge [8] der drei ausgemessenen Larven M 1, M 3, M 4 zeigt ebenfalls eine garadezu ideale Regelmässigkeit im Zurückweichen des dorsalen Randes (Abb. 19). M 1 erreichte Stadium 0 am 24. Juni, M 3 am 25. Juni und M 4 am 22. Juni. Bemerkenswert ist der geradlinige Verlauf der Kurven von Stadium —4 bis —3 an. Es tritt auch deutlich die Tatsache hervor, dass die 1. Häutung meist in einem bestimmten Momente der Flossensaumreduktion stattfindet. Dennert (1924) findet dagegen zur Zeit der 1. Häutung beträchtliche individuelle Schwankungen im Grade der Flossensaumreduktion. Dennert hat wahrscheinlich gelegentlich die 1. Häutung mit der zweiten, die kurz darauf erfolgt (siehe S. 468), verwechselt. Zawadowsky und Liptschina (1928) betonen, dass das Zurückweichen des dorsalen Flossensaumrandes vom Hinterkopf zur Schwanzwurzel beim Axolotl ebenfalls ein Masstab für den Metamorphosegrad sei.

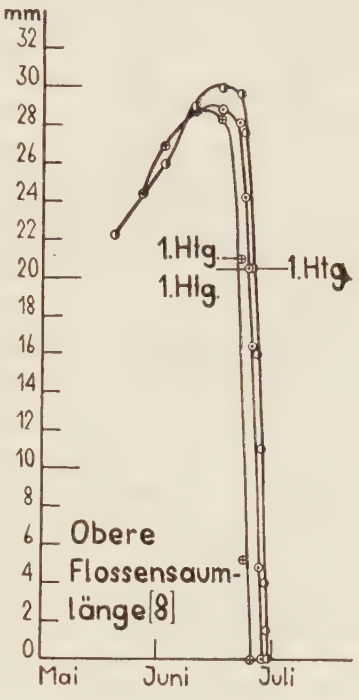


Abb. 19.

Die Reduktion des dorsalen Flossensaumes der drei Larven ⊙ = M 1, ◑ = M 3, ⊕ = M 4. Die Marke der jeweiligen 1. Häutung (Stadium 0) ermöglicht die Festlegung der Stadien.

Larven, die aus irgend welchen Gründen spät zur Umwandlung ansetzten, zeigten öfters nicht diese Regelmässigkeit im Ablaufe der Flossensaumreduktion. Bei solchen Larven erwies sich dann auch die Bestimmung von Stadium —5 als äusserst ungenau. Die Ansatzstelle des oberen Flossensaumrandes befand sich am Tage der 1. Häutung meist vor oder hinter der für dieses Stadium typischen Stelle.

4. *Die Reduktion der Kiemen.*

Kornfeld (1914) beschreibt als Grundlage seiner experimentellen Untersuchungen über die Rückbildung der Kiemen ihre

Morphologie, Anatomie und Histologie während der Larvenperiode und während der Umwandlung. "Die Kiemen bleiben meist bis zu den späteren Stadien der Metamorphose erhalten. Dann setzt erst eine langsame, meist unbedeutende Rückbildung ein, und erst in den letzten 1—3 Tagen des Wasserlebens erfolgt dann eine rapide Rückbildung des weitaus grössten Teiles der gesamten äusseren Kiemenanhänge."

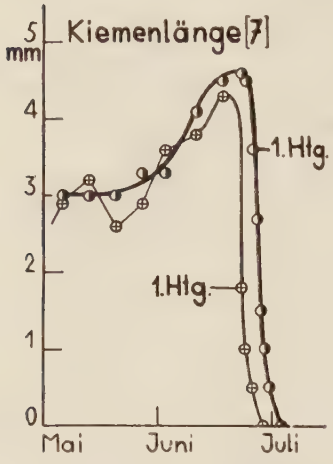


Abb. 20.

Das Verhalten der Kiemenlänge [7] der Larven M 3 = ◑ und M 4 = ⊕ während der Larvenperiode und der Umwandlung. Die Marke der 1. Häutung (Stadium 0) ermöglicht die Festlegung der Stadien.

Die ersten Anfänge der beginnenden Resorption der Kiemen sind auf Stadium —3 bis —1 sichtbar; sie sind aber äusserst schwierig zu bestimmen. Die Kiemenästchen welche während der Praemetamorphose meist ein stark rötliches, frisches Aussehen haben, werden schlaffer; aber erst am Tage der 1. Häutung beginnen sie sich deutlich zu verkürzen, und 2—3 Tage später sind die Kiemenästchen meistens nur noch als kurze Zacken an den erst wenig reduzierten Kiemenstämmen sichtbar. Die Reduktion der Kiemenstämme geht bedeutend langsamer vor sich als diejenige der Aestchen, so dass erst auf Stadium +9 bis +11 oder noch später die letzten Reste der Kiemenstämme resorbiert sind.

In Abbildung 20 habe ich die Kiemenlängen [7] der beiden Larven M 3 und M 4 auf der y-Achse abgetragen, während auf der x-Achse die Zeit vom Herausnehmen der Larven aus dem Uterus bis zum Abschluss der Messungen angegeben ist. Die Kurve von M 3 wurde kräftiger ausgezogen, denn sie stellt den am häufigsten verwirklichten Fall dar. Die 1. Häutung fällt deutlich in den Anfang der Kiemenabnahme. Die Längenabnahme vor der 1. Häutung ist normalerweise weniger auf die Verkürzung der Kiemenästchen als vielmehr auf deren Erschlaffung zurückzuführen. Oefters konnte ich aber trotzdem bereits 1—2 Tage vor der 1. Häutung eine wirkliche Verkürzung der Aestchen wahr-

nehmen. Bei solchen Tieren waren dann auch die Kiemen auf Stadium 0 beträchtlich kürzer. M 4 ist ein solcher vom Normaltyp abweichender Fall. Es scheint, dass vor allem regenerierte Kiemen schon auf Stadium —2 bis —1 deutliche Resorptionsanfänge zeigen. Tiere, die bereits auf Stadium 0, wenn auch anfänglich nur für kurze Zeit an Land gehen, besitzen ebenfalls eine scheinbar stärkere Resorption als Paralleltiere, die noch im Wasser leben.

5. *Die Reduktion der Lippensäume.*

Matthes (1934) hat sich eingehend mit dem Bau und der Funktion der Lippensäume von Urodelenlarven und wasserlebenden Urodelen beschäftigt. Im Folgenden halte ich mich weitgehend an seine Ausführungen.

Die Larven besitzen einen Oberlippen- und einen Unterlippensaum. Diese beiden Säume hängen vorne neben einander herab; weiter hinten sind sie miteinander verzahnt, und in ihren kaudalen Hälften sind sie völlig miteinander verwachsen. Die Verwachsungsstelle liegt etwa in der Mitte der Längsausdehnung der Lippensäume. Matthes bezeichnet diese verwachsenen Abschnitte der Lippensäume als eine "Wange" und zwar als Parallele zur Wangenbildung der Säugetiere. Der "Mundwinkel" wird infolgedessen bei der Larve weit nach vorne verlegt; die Mundspalte ist gegenüber der des umgewandelten Tieres erheblich verkürzt und die Öffnungsmöglichkeit des Maules in dorso-ventraler Richtung beschränkt. Mit Matthes und Jaekel (zitiert von Matthes) sehe ich ebenfalls die Bedeutung der Lippensäume darin, dass durch sie den Larven jene Form der Nahrungsaufnahme unter Wasser, die man als "Saugschnappen" bezeichnet, erleichtert wird. Durch die Verkürzung des Mundspalts wird die Mundhöhle vergrössert und die Einströmungsöffnung auf die Mundspitze beschränkt, was natürlich für das "Saugschnappen" von Vorteil ist. Matthes hat diesen Vorgang auf einem Filme festgehalten, und er gibt in seiner Arbeit zwei Ausschnitte daraus, die den vorerst theoretisch aufgestellten Mechanismus bestätigen.

Matthes verfolgte ebenfalls den Abbau der larvalen Lippensäume. Da er unter seinem Material fast keine Übergangsstadien mit halb reduzierten Lippensäumen fand, nahm er an, dass die Reduktion sehr schnell vor sich gehe. Der Abbau ergreift sowohl

den freien, als auch den verwachsenen Teil der Lippensäume. Dadurch erreicht schliesslich der Mundwinkel seine kaudale Endlage. Nach MATTHES geschieht der Abbau noch durchaus während der Wasserzeit; genauere Zeitangaben gibt er nicht. Nach meinen Untersuchungen beginnt die Reduktion der beiden Lippensäume auf Stadium —4 bis —3 und ist auf Stadium +5 bis +6 beendet. Sie verläuft also entgegen der Ansicht MATTHES' ganz allmählich. Auf Stadium 0 ist der Abbau fast bis sur Hälfte fortgeschritten; der für die Larve typische Mundverschluss mit der Verzahnung der Lippensäume ist aber noch vorhanden. Erst von diesem Momente an reduziert sich die Wange, und 5—6 Tage nach der 1. Häutung bilden allein die Kieferleisten den für den Salamander typischen, einfacheren Mundverschluss.

6. *Der Verschluss der Kiemenspalten.*

Die Kiemenspalten erleiden erst einige Tage nach Beginn der Metamorphose Veränderungen. Auf Stadium 0 sind immer noch sämtliche Kiemenspalten wie bei der eigentlichen Larve offen, was, gemeinsam mit den erst wenig verkürzten Kiemen, dem Hinterteile des Kopfes Larvencharakter gibt. Bei Tieren, die auf Stadium 0 noch Tubifex schnappten, zeigte sich öfters die eigentümliche Erscheinung, dass einzelne Tubifex hinten durch die Kiemenspalten wieder heraustraten. Bei den Larvenstadien konnte nichts ähnliches beobachtet werden. Offenbar ist durch den bereits begonnenen Abbau von Muskeln und Knorpeln in der Kiemenspaltenregion ein vollständiger aktiver Verschluss der Spalten während des Saugschnappens nicht mehr möglich. Bereits auf Stadium +1 sind die Wände der Kiemenspalten teilweise kollabiert, und auf Stadium +5 bis +6 sind sämtliche Kiemenspalten verschwunden.

7. *Das Verhalten des Kopfumrisses während der Umwandlung.*

Die Form und der Umriss des Kopfes ändern sich während der Umwandlung sehr stark. Der Kopf einer vor der Umwandlung stehenden Larve hat einen fast rechteckigen Umriss. Die Schnauze ist breit und stumpf, und von den Kieferecken an verläuft der Umriss annähernd parallel der Medianlinie zu den Ansatzstellen der Kiemen. Während der Praemetamorphose sind am Kopfumriss keine Veränderungen wahrzunehmen. Sämtliche Umrissverschiebungen fallen in die Metamorphose. Auf Stadium —4

beginnt die Abrundung der Schnauze, die auf Stadium —2 vollendet ist, so dass der Kopfumriss mit einer halben Ellipse verglichen werden kann, deren Brennpunkt zwischen den Augen liegt, und deren kleine Achse der Parotidenabstand bildet. Erst jetzt setzt die eigentliche "Zuspitzung" der Schnauze ein. Stadium 0 hat bereits eine deutlich "zugespitzte" Schnauze. In Abbildung 21 sind die während der Metamorphose ausgemessenen Breitenmasse des Kopfes der Larve M 98 aufgetragen. Die Kurve der "Schnauzenbreite" (S. 449 u. Abb. 15), welche die "Zuspitzung" der Schnauze repräsentiert, zeigt, dass auf Stadium 0 dieser Prozess bis zur Hälfte fortgeschritten ist (siehe die Kurve in Abb. 21). Auf Stadium +4 bis +5 hat die Schnauze die Salamanderform erreicht.

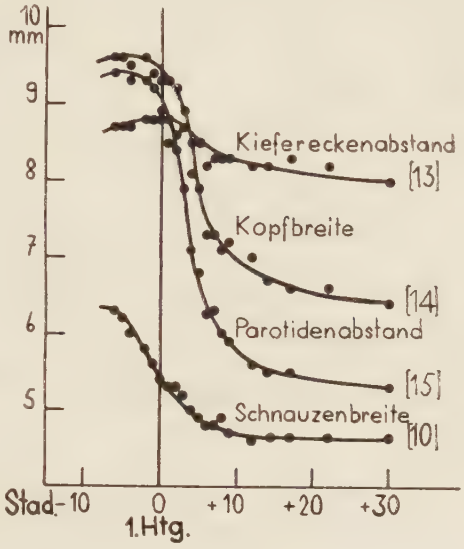


Abb. 21.

Das Verhalten verschiedener Breitenmasse des Kopfes während der Umwandlung der Larve M 98. (Die eingeklammerten Zahlen beziehen sich auf Abbildung 15.)

Der Kiefereckenabstand (S. 449 u. Abb. 15) nimmt während der Praemetamorphose und zu Beginn der Metamorphose eher zu und verkleinert sich erst von Stadium +2 an ganz wenig (Abb. 21).

Der Parotidenabstand beginnt infolge der Erschlaffung der Muskeln in der Kiemenspaltenregion von Stadium —3 an schwach abzunehmen. Er besitzt auf Stadium 0 noch fast larvale Breite, nimmt dann aber infolge der einsetzenden Verschmelzung der Kiemenspalten, der Reduktion der Kiemen und des Wasserentzuges aus den Geweben rasch ab. Von Stadium +6 bis +7 an ist die Abnahme wieder geringer, und diese weitere Abnahme fällt zusammen mit der feineren Differenzierung der Zone unterhalb der Parotiden.

Die Kopfbreite verhält sich ähnlich wie der Parotidenabstand (Abb. 21); denn sie wird ebenfalls in der Zone der verschmelzenden Kiemenspalten gemessen.

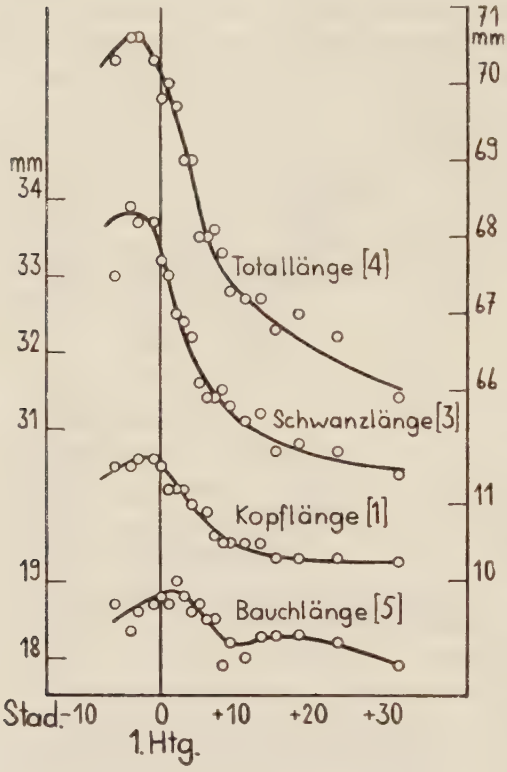


Abb. 22.

Das Verhalten der Totallänge [4], Kopflänge [1], Bauchlänge [5] und Schwanzlänge [3] während der Umwandlung der Larve M 90. (Die eingeklammerten Zahlen beziehen sich auf Abbildung 15.)

Ein Vergleich der vier Kurven zeigt deutlich, wo die Hauptveränderungen am Kopfe stattfinden, und wie sie sich gegenseitig verhalten. Der zeitliche Ablauf variiert beträchtlich; die Zuspitzung der Schnauze z. B. ist auf Stadium 0 bereits zur Hälfte vollzogen, während die Kopfbreite und der Parotidenabstand erst von diesem Stadium an merklich abnehmen. Der Kiefereckenabstand zeigt sogar die erste deutliche Veränderung erst zwei Tage später.

8. *Das Verhalten der Totallänge.*

Dass die Totallänge während der Umwandlung abnimmt, ist eine schon lange bekannte Tatsache. Es fragt sich aber, wie sich die Längenabnahme auf die Teilstrecken, wie Kopflänge, Bauchlänge und Schwanzlänge (siehe S. 448, Abb. 15) verteilt. Ausmessungen dieser drei Strecken ergaben ein übersichtliches Bild ihres Verhaltens. Abbildung 22 gibt die graphische Darstellung der gemessenen Strecken bei der Larve M 90 wieder.

Die Totallänge nimmt mit Beginn der Metamorphose ab. Die stärkste Verkürzung fällt in die Periode nach der 1. Häutung.

Die Kopflänge nimmt erst von Stadium 0 an und die Bauchlänge von Stadium +1 bis +2 an ab. Die Abnahme der Bauchlänge ist die geringste unter den drei Strecken. Die relativ grosse Streuung ihrer Messwerte, besonders gegen Ende der Metamorphose, ist auf den Umstand zurückzuführen, dass die "Larve" vor der Messung sich bald an Land, bald in Wasser befand. Der schwache Anstieg der Kurve von ca. Stadium +10 bis Stadium +15 ist ebenfalls darauf zurückzuführen. Die Schwanzlänge nimmt entsprechend dem frühen Beginne der Flossensaumreduktion von Stadium —4 an ab. Die Hauptverkürzung fällt in die Periode nach der 1. Häutung.

Diese Analyse der Totallänge ergibt, dass auf Stadium 0 die Verkürzung allein auf der Abnahme der Schwanzlänge beruht. Die starke Abnahme nach Stadium 0 wird vor allem hervorgerufen durch die ebenfalls erst jetzt einsetzende eigentliche Verkürzung des Schwanzes und dann noch durch die Verkürzung der Kopflänge. Die Bauchlänge trägt am wenigsten zur Veränderung der Totallänge bei.

9. *Das Verhalten der Gular-Operkelfalte.*

Der Komplex der Kiemenspalten ist durch eine vom Hyoidbogen ausgehende Hautfalte (Operkelfalte) überwachsen. Die Falten der beiden Seiten sind ventral miteinander verwachsen und bilden die sogenannte Gularfalte. Diese ermöglicht eine Vergrösserung des Kiemenspaltenraumes (innere "Kiemenhöhle"). Der Rand der Gular-Operkelfalte verläuft quer über die Kehle und ist medial oralwärts eingebogen (Abb. 15).

Auf Stadium —5 besitzt die Gular-Operkelfalte noch vollkommen larvalen Charakter. Von Stadium —3 an sind die ersten Veränderungen sichtbar. Etwas oral vom Rande der Gularfalte, in dessen mittleren Zone, bilden sich in der Längsrichtung feine wellenartige Erhebungen, so dass die "Kehle" zwei Tage vor der 1. Häutung ein striemiges Aussehen erhält. Der Gular-Operkelrand beginnt nun wulstig zu werden, ohne indessen nach hinten zu wachsen. Die Gular-Operkelfalte von Stadium 0 hat striemiges Aussehen und besitzt einen wulstigen Rand mit larvaler Einbuchtung. Von Stadium 0 an beginnt die Falte nach hinten zu wachsen, und parallel

mit diesem Prozess verschwindet die Einbuchtung des Randes bis auf eine leichte Krümmung, und der wulstige Rand flacht sich immer mehr ab. Die Gular-Operkelfalte verwächst mit den untersten Teilen der Kiemenspaltenwände und mit dem Halsepithel und hilft also beim Verschluss der Kiemenspalten mit. Auf Stadium +8 bis +10 sind diese Prozesse beendet. Die Querfalte am Halse jedes Salamanders entspricht stets dem früheren Saume der Gular-Operkelfalte. Das "nach hinten Wachsen" der Falte kann durch Messungen nicht klar erfasst werden, da gleichzeitig mit der Zunahme der Gulardistanz die Abnahme der Kopflänge erfolgt.

10. *Das Verhalten des Gewichtes.*

Während der Umwandlung verändern sich Volumen, Körpergewicht und Wassergehalt der Larven. Im Zusammenhange mit der Analyse der verschiedenen Teilakte der Umwandlung führte ich nur Gewichtsbestimmungen aus; denn nach den Untersuchungen an Anurenlarven (Schaper 1902) verhalten sich bei diesen Volumkurve und Gewichtskurve annähernd gleich. Unsere Salamanderlarven werden sich kaum anders verhalten. Die Körpergewichtskurve ergab bei den Anurenlarven sogar noch einen zuverlässigeren "Index" für das absolute Wachstum als die Volumkurve. Das Verhalten des Wassergehaltes spiegelt sich nach Schaper ebenfalls in der Gewichtskurve wieder; denn die Gewichtsabnahme während der Umwandlung wird in der Hauptsache durch die starke Abgabe von Wasser und nur in geringem Masse durch die Abnahme der Trockensubstanz verursacht.

Die beiden Larven M 3 und M 4 wurden von ihrer Entnahme aus dem Uterus an (Ende April) während der Larvenperiode alle 8 Tage und dann während der Umwandlung in kürzeren Abständen gewogen. Die Anfangsgewichte betrugen zufälligerweise bei beiden 0,20 g. In den Einmachgläsern, in welchen ich diese Larven hielt, befanden sich stets Tubifex. Mit Beginn der Metamorphose wurden keine Tubifex mehr gefressen. In Abbildung 23 sind die Gewichte abgetragen. Wir sehen, dass sich die Gewichte von der Entnahme aus dem Uterus bis unfegähr zum 10. Juni gleich verhalten. M 3 tritt nun in die Praemetamorphose ein. Die Gewichtszunahme wird geringer, und mit Beginn der Metamorphose wird das Gewichtsmaximum erreicht. Jetzt setzt plötzlich eine starke Gewichtsabnahme ein, die sich dann etwa 9—10 Tage nach der

1. Häutung verlangsamt, aber infolge Hungerwirkung weiterhin anhält. Die gestrichelte Linie gibt die mutmassliche Gewichtszunahme des Salamanders wieder, wenn er von Stadium +10 an Futter erhalten hätte. Bei Paralleltieren, die aber nur von Beginn der Metamorphose an gewogen wurden und ungefähr von Stadium +10 an zum Fressen bewogen werden konnten, zeigte sich dieser erneute Gewichtsanstieg der Postmetamorphosestadien. M 4 ist gegenüber M 3 drei Tage im Rückstand, was ein grösseres Gewicht dieses Tieres zur Folge hatte. Im übrigen verhält sich seine Kurve wie diejenige von M 3.

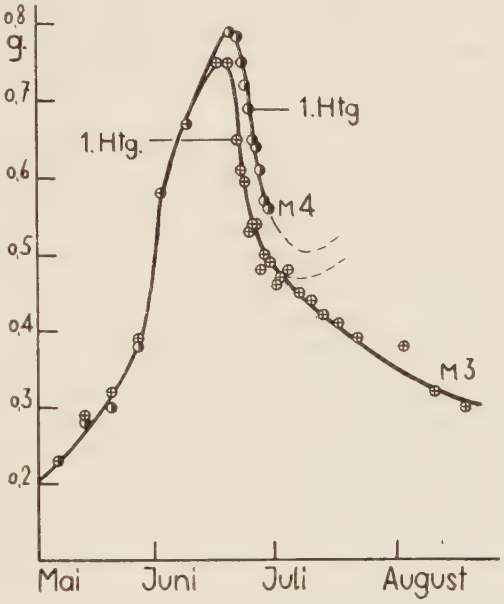


Abb. 23.

Das Verhalten des Gewichtes der beiden Larven M 3 = ⊕ und M 4 = ◑ während der Larvenperiode und der Umwandlung. Die Marke der 1. Häutung (Stadium 0) ermöglicht die Festlegung der Stadien. – – – – mutmassliche Gewichtszunahme bei postmetamorphotischer Nahrungsaufnahme.

11. *Das Verhalten der Haut.*

Die Haut der Urodelen ist, wie diejenige aller Amphibien, während der Umwandlung einer grösseren Zahl von Veränderungen unterworfen. Davon betrifft ein Teil nur den äusseren Anblick der Haut, während andere Veränderungen sich auf die histologische Struktur erstrecken. Ich untersuchte die Umwandlung des Farbmusters (siehe S. 450), den Häutungsprozess und den Abbau der Leydig'schen Zellen.

Der Häutungsprozess. — Obschon der Häutungsprozess ein auffallendes Merkmal der Umwandlung ist, wurde ihm lange keine entsprechende Beachtung geschenkt. Wohl sahen mehrere Autoren

abgeworfene Hautschichten und fanden eine gewisse Gesetzmässigkeit im Auftreten der 1. Häutung; wie aber die auf die 1. Häutung folgenden Häutungen zeitlich erscheinen, wurde meines Wissens nie untersucht. THEIS (1932, S. 370) beschreibt sehr eingehend den Verhornungsprozess der Haut während der Umwandlung und diskutiert auch die diesbezügliche Literatur. Er spricht von der "Larvenhäutung", mit der im allgemeinen auch die "Metamorphose" beendet sei. Wie ungenau diese Ausdrucksweise von THEIS ist, wurde bei der Charakterisierung von Stadium 0 (S. 443) ersichtlich.

Die 1. Häutung tritt inmitten der Metamorphoseperiode ein. Aus diesem Grunde und weil innerhalb der Metamorphose noch weitere folgen, nenne ich alle Häutungen, die während dieser Periode sich abspielen, Metamorphosehäutungen und vermeide den Ausdruck "Larvenhäutung", der eine vollkommen falsche Vorstellung gibt.

Gegen Ende der Praemetamorphose verlieren die äussersten Epidermiszellen die Fähigkeit, sich zu teilen, und mit Beginn der Metamorphose setzt der Verhornungsprozess in den äussersten Epidermisschichten ein. Auf Stadium —1 ist die äusserste Epidermisschicht verhornt, und die darunter liegende Schicht steht inmitten des Verhornungsprozesses. Wie wir S. 444 gesehen haben, häutet sich die in der Umwandlung begriffene Larve in einem morphologisch festlegbaren Umwandlungszustand (1. Häutung = 1. Metamorphosehäutung: Stadium 0). Bis zum Ende der Umwandlung folgen noch 3 weitere Metamorphosehäutungen und zwar in folgenden Abständen:

Metamorphosehäutung	1:	Stadium	0
„	2	„	+1 bis +5 meist +2
„	3	„	+4 „ +7
„	4	„	+7 „ +11

Die Metamorphosehäutungen folgen sich also in einem Abstande von 2—4 Tagen. Mit Beginn der Postmetamorphose folgen weitere Häutungen in Intervallen von 4—5 Tagen und von Stadium +20 an in Intervallen von 5—8 Tagen. Interessant ist die Tatsache, dass die 1. Häutung in den meisten Fällen in einem morphologisch bestimmten Umwandlungsstadium erfolgt, während die folgenden

Häutungen stets grössere Schwankungsbereiche aufweisen. Weiterhin ist charakteristisch, dass der Abstand von einer Häutung zur nächsten mit der Entfernung von Stadium 0 bis ungefähr Stadium +25 zunimmt. Hunger vermag bis ungefähr zu Stadium +30 den normalen Schwankungsbereich der Häutungsintervalle nicht zu stören.

Die Häutung vollzieht sich in den meisten Fällen innerhalb kurzer Zeit. Die Häutungsdauer hängt ab von der Art der Loslösung der Hautschicht. Wird die Haut in einem Stück losgelöst, so beträgt die Häutungszeit einige Minuten; wird sie dagegen in kleinen Fetzen abgestreift, so können bis zur Beendigung des Vorgangs mehrere Stunden verstreichen. Bei der Häutung in einem Stück löst sich vorerst die verhornte Hautschicht in der Gegend der Kieferränder; durch das Vorwärtsschwimmen des Tieres und durch die Berührung mit festen Gegenständen stülpt sie sich nach hinten und wird so wie ein Handschuh umgestülpt. In vielen Fällen (besonders typisch für die Metamorphosehäutungen unter Wasser) schlüpft das Tier buchstäblich mit dem Kopfe voran aus der Haut, und höchstens die Schwanz- oder Extremitätenhaut wird wie ein Handschuh umgestülpt. Vollständig zusammenhängende Häute werden selten gefunden; meist zerreissen sie in der Kiemengegend oder an anderen empfindlichen Stellen, so dass die Haut in grösseren (2—3 Stücke) oder kleineren Stücken abfällt. Die Mehrzahl der jungen Salamander, denen Wasser zur Verfügung stand, häutete sich darin. Bei diesen waren die abgestreiften Häute, mit Ausnahme etwa des Schwanzes, meist handschuhartig umgelegt.

Gelegentlich können sich bereits einige Tage vor der 1. Häutung Hautpartien vor allem am Kopf oder auch am Rumpf loslösen. In all diesen Fällen ist irgend eine mechanische oder chemische Einwirkung auf die Haut der Larven- oder Praemetamorphosestadien für diese frühzeitige partielle Loslösung von Hautschichten verantwortlich zu machen (Narkose durch in Wasser gelösten Schwefeläther, Berühren mit der Hand oder Trocknen auf Fliesspapier zwecks Wägung der Tiere, etc.). Bei Larven, die aus irgend einem Grunde besonders lang bis zu ihrer Umwandlung brauchen, deren Färbung in den Landsalamander bereits im Wasser weit fortgeschritten ist und deren Körpermasse besonders gross sind, können sich mitunter kleinere Hautstückchen bereits ohne äussere Einflüsse kurz vor der 1. Häutung loslösen. Eine Verwechslung mit

der 1. Häutung ist ausgeschlossen, denn es werden stets nur wenige kleine Fetzen abgestreift.

Nach Jöhnk (1921) fressen die Urodelen in der Regel die abgestreifte Haut. Er hat zweimal Feuersalamander beim Verschlingen ihrer abgeworfenen Haut beobachtet. Auch andere Autoren berichten von solchen Beobachtungen.

In meinen Protokollen sind besonders bei den Postmetamorphosestadien öfters sehr lange Häutungsintervalle zu finden. Lange glaubte ich deshalb an den grossen Schwankungsbereich dieser Intervalle, bis ich schliesslich einen jungen Salamander beim Verschlingen der abgestreiften Haut sah. Einmal konnte ich sogar ein Tier auf Stadium 0 beobachten, wie es die 1. Metamorphosehaut im Wasser verschlang. Ein Experimentator darf deshalb nicht überrascht sein, wenn er gelegentlich vergeblich auf die 1. Häutung wartet. Bei einem solchen Falle darf er dann nicht bei der 2. Metamorphosehäutung einfach Stadium 0 setzen. Hier zeigt sich besonders eindrücklich die Bedeutung der stetigen Benützung der Hilfskriterien (Flossensaumverlauf, etc.) zur Festlegung von Stadium 0. Die folgenden drei Metamorphosehäute werden kaum gefressen, da während dieser Periode überhaupt keine Nahrung aufgenommen wird (S. 473).

Die Auffassung von Jöhnk, dass das Verzehren der Haut für das Wohlbefinden und die Gesunderhaltung der Tiere nötig ist, halte ich für falsch. Ich zog monatelang junge Salamander auf, ohne dass dieselben während dieser Zeit einmal die Haut gefressen hätten. Ausfallserscheinungen konnte ich in keinem Falle nachweisen. Ich bin vielmehr der Ansicht, dass beim Abstreifen der Haut die Tiere eine Reizung verspüren und dadurch zusätzliche Bewegungen machen, welche die fast abgeworfene Haut ebenfalls ausführen muss. Erblickt nun das Tier dieses sich bewegende "Etwas", so schnappt es danach und erwischt die nun fast abgestreifte Haut als vermeintlichen Regenwurm.

Die Leydig'schen Zellen. — Die histologische Struktur der Haut ist charakterisiert durch die Anwesenheit sehr vieler Leydig'scher Zellen (L. Zellen). Sie werden bereits bei den Embryonen aus basalen Epidermiszellen gebildet. Während der Umwandlung erfahren sie, da sie offenbar für das Landleben keine Bedeutung mehr haben, eine vollständige Reduktion, bezw. sie werden nach der Ansicht mehrerer Autoren zu Epidermiszellen umgebaut und

werden teilweise nach aussen abgestossen. Theis (1932) beschäftigte sich eingehend mit dem Bau und der Reduktion der L. Zellen. In seiner Arbeit finden wir eine Besprechung der diesbezüglichen Literatur.

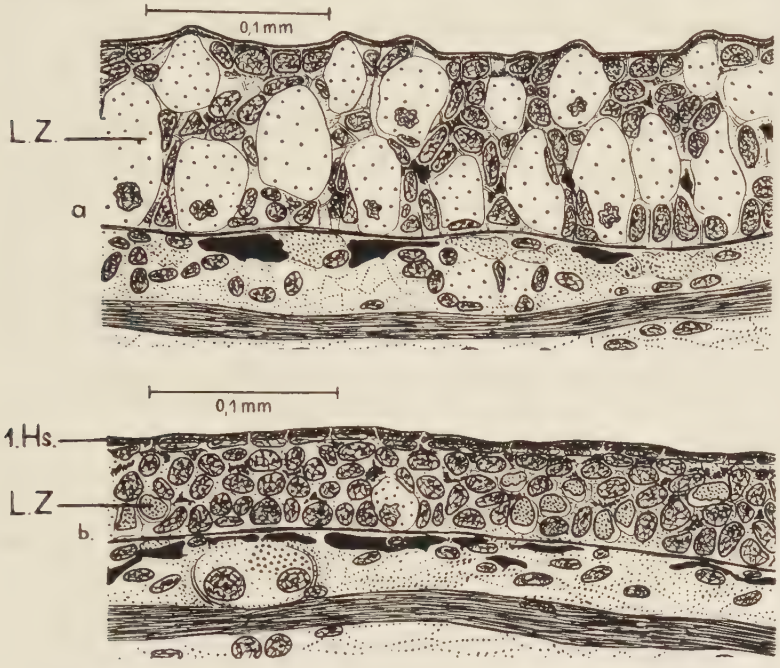


Abb. 24.

a) Struktur der Kopfhaut der Larve M 127 auf Stadium —10. Man beachte die grosse Zahl Leydigscher Zellen !

b) Struktur der Kopfhaut der Larve M 59 auf Stadium —1 (also bevor die 1. Häutung stattgefunden hat). Man beachte die nur noch geringe Zahl Leydigscher Zellen ! Der überwiegende Teil ist bereits in Epidermiszellen umgewandelt.

Die folgenden Beobachtungen machte ich an der Kopfhaut der verschiedenen Metamorphosestadien. Auf Stadium —5 besitzt die Haut noch vorwiegend larvale Struktur. Die Zahl der L. Zellen hat überhaupt nicht oder wenigstens nur unmerklich abgenommen. Mit dem Einsetzen der Metamorphose beginnt der Umbau der L. Zellen in normale Epidermiszellen sehr rasch fortzuschreiten. Am Tage der 1. Häutung sind auf Querschnitten nur noch spärlich L. Zellen zu finden. In den folgenden Tagen werden sie immer

seltener, bis sie schliesslich am Ende der Metamorphose verschwunden sind. Abbildung 24*a* gibt die Hautstruktur ungefähr von Stadium —10 wieder. Es könnte ebensogut diejenige von Stadium —6 bis —5 sein. Wir finden zwei Schichten L. Zellen, wobei die Aussenschicht direkt an die äusserste Epidermisschicht grenzt, welch letztere ja später verhornt und abgestossen wird. Abbildung 24*b* zeigt den Zustand der Haut des Tieres M 59 auf Stadium —1, also bevor die obere Zellschicht (1. Metamorphosehaut) abgestreift ist. Die Mehrzahl der L. Zellen hat sich bereits zu Epidermiszellen umgewandelt, und der Rest befindet sich auf dem Wege dazu. In der Kopfregion dieser Larve wurden also sämtliche L. Zellen zu Epidermiszellen umgebaut. Dennert (1924) fand ebenfalls keine Abstossung der L. Zellen. Theis (1932) bestätigt dagegen die Vermutung Pfitzner's, wonach die obersten L. Zellen abgestossen werden. Theis ist der Ansicht, dass diese Zellen nach der 1. Häutung herausfallen; er fand nämlich an Stellen, an denen sich die Zellen vor der Häutung befanden, kleine Einbuchtungen. Abbildung 28 (S. 394) soll diesen Vorgang veranschaulichen. Sie stellt einen Hautquerschnitt "vor der Häutung" dar mit L. Zellen, die dicht unter der Aussenschicht liegen. Diese Aussenschicht soll sich später loslösen; die L. Zellen grenzen dann direkt nach aussen und sollen aus der Delle, in der sie liegen, herausfallen. Dieser Vorgang scheint anhand der Zeichnung sehr plausibel zu sein; in Wirklichkeit ist aber der Sachverhalt anders. Abbildung 28 stammt von der Haut einer "Larve" deren Photographie Abbildung 12 (S. 361) wiedergibt. Hier macht sich wieder der Mangel einer Stadienbeschreibung geltend. Die Aufnahme zeigt die Dorsalansicht des Tieres, wobei aber allein der Umriss deutlich in Erscheinung tritt. Auf Grund des Kopfumrisses und des Hautquerschnittes mit der noch kaum verhornten Aussenschicht darf angenommen werden, dass sich diese "Larve" ungefähr auf Stadium —5 bis —3 befand. Nach unseren Untersuchungen setzt aber der Umbau der L. Zellen auf diesem Stadium erst richtig ein. Es ist deshalb äusserst gewagt anzunehmen, dass die L. Zellen der Abbildung 28 zur Zeit der 1. Häutung noch vorhanden sein sollen. Meine Abbildung 24*b* zeigt einwandfrei, dass bereits vor der Abstossung jeglicher Haut sowohl die basalen als die apikalen L. Zellen zu Epidermiszellen umgewandelt werden können. Sollten L. Zellen trotzdem gelegentlich nach der Häutung herausfallen, so wird dies bei *S. sal.*

gewiss keine normale Erscheinung sein, da ja auf Stadium —1 bis 0 überhaupt die grösste Zahl auch der direkt unter der Aussenschicht liegenden L. Zellen bereits in Epidermiszellen umgewandelt ist.

Die Reduktion der L. Zellen charakterisiert die Periode von Stadium —5 bis 0 und könnte deshalb als Kriterium des Metamorphoseanfanges benützt werden. Opacki (1926) u.a. benützten auch bereits das Verschwinden der L. Zellen als Umwandlungskriterium. Dieses Kriterium gibt aber nicht den Beginn der Umwandlung wieder. Ebenfalls ist eine genauere Stadienfestlegung nicht möglich; denn die Reduktion erstreckt sich über 4—5 Tage und geht nicht einheitlich vor sich.

Nach Untersuchungen von Grant (1931/32*a*) an *Ambystoma opacum* wandern die L. Zellen an die Oberfläche und werden bei der Häutung mit abgeworfen. Bei *Ambystoma jeffersonianum* sind dagegen die L. Zellen zur Zeit der 1. Häutung verschwunden. Nach diesen Feststellungen scheinen sich also die L. Zellen der beiden Arten verschieden zu verhalten.

12. *Nahrungsaufnahme und Kotabgabe.*

Rusconi (1854) S. 55 konstatiert bei den Salamandern im Gegensatz zu den Anuren, wo die Kaulquappen mit Beginn der Umwandlung zu fressen aufhören, die Nahrungsaufnahme der Larven auch während ihrer Umwandlung. Er setzt dies mit den geringfügigen Veränderungen, die die Larven des Feuersalamanders und auch diejenigen aller anderen Salamander während der Umwandlung erfahren, in Beziehung.

Bei späteren Autoren findet diese Beobachtung keine Bestätigung mehr. Nach Uhlenhuth (1913), Kornfeld (1914), Marx (1929) u.a. schnappen die Larven während der Umwandlung nur noch träge nach dem Futter und nehmen öfters während langer Zeit keine Nahrung zu sich.

Die folgenden Beobachtungen machte ich an Larven, die ausschliesslich mit Tubifex ernährt wurden. Larven, die bei Futterüberfluss aufgezogen werden und ihre Nahrung stets selber im Wasser suchen müssen, hören meist mit Beginn der Metamorphose auf zu fressen, obschon sie im Metamorphosestadium —5 bis 0 im Stande sind, Tubifex zu fressen. Dagegen konnten Tiere, welche einige Tage hungerten und auf Stadium 0 Tubifex vor die Schnauze gelegt erhielten, öfters bei der Nahrungsaufnahme

beobachtet werden. Veränderungen innerhalb der Kiemenspaltenlamellen hatten auf diesem Stadium zur Folge, dass einzelne Exemplare von Tubifex bei den Kiemenspalten heraustraten (vergl. S. 462). Auf Stadium +1 sind die Tiere nicht mehr zu bewegen, Nahrung aufzunehmen. Sie verhalten sich den vorgehaltenen Tubifex gegenüber vollkommen passiv oder fliehen, während andere zu schnappen versuchen, aber keine erwischen. In drei Fällen wurde noch nach der 1. Häutung im Wasser Tubifex gefressen: M 12 auf Stadium +2, M 29 auf Stadium +2 und M 22 auf Stadium +4. Gegen Ende der Metamorphose beginnen die jungen Salamander an Land Nahrung aufzunehmen. Die Wiederkehr der Fresslust oder der Beginn der Nahrungsaufnahme der umgewandelten Salamander ist individuell stark verschieden. M 34 begann auf Stadium +7, M 30 auf Stadium +8, M 22 auf Stadium +9 Tubifex zu fressen. Dies sind aber Ausnahmen. Die Grosszahl der jungen Salamander beginnt erst von Stadium +10 an zu fressen. Die Hungerperiode dauert also eigentlich von Stadium 0 bis Stadium +10. Die Mehrzahl der Tiere nimmt aber schon v o r Stadium 0 keine Nahrung mehr auf und beginnt auch meist n a c h Stadium +10 von neuem zu fressen.

Bei der Kotabgabe während der Umwandlung konnte keine Gesetzmässigkeit festgestellt werden. Bemerkenswert ist vielleicht, dass der Kot der Larven wie auch derjenige der in Umwandlung begriffenen und der umgewandelten Tiere von einer Haut umgeben, also in einem Sack eingeschlossen ist.

13. *Sauerstoffaufnahme und das "An Land Gehen".*

Während der Larvenzeit und der Praemetamorphose, ebenso zu Beginn der Metamorphose wird den Tieren die Sauerstoffaufnahme durch zwei Atemmechanismen ermöglicht:

a) G a s a u s t a u s c h d u r c h d i e K ö r p e r o b e r f l ä c h e (einschliesslich Kiemen). — Dass die Kiemen für das Leben im Wasser nicht absolut notwendig sind, zeigen die Amputationsversuche zwecks Regeneration von Fischel (von Vilas zitiert) und besonders diejenigen von Vilas (1929). Larven ohne jegliche Kiemenanhänge sind lebensfähig. Bei solchen Tieren wird nach Vilas der Sauerstoff-Bedarf durch die übrige Körperoberfläche gedeckt. Sie fand aber trotz der Mehrbelastung der Haut in ihr keine histologischen Veränderungen; auch in Bezug

auf die Blutgefässe der Haut konnten keine Verschiedenheiten zwischen den operierten und den normalen Vergleichstieren festgestellt werden. Vilas berücksichtigte bei ihren Untersuchungen merkwürdigerweise das Verhalten des zweiten, ebenso wichtigen Atemmechanismus nicht.

b) Buccopharyngealatmung (Gasaustausch durch die Mundschleimhaut und die Kiemenspaltenwände). — Durch Senken des Mundbodens wird durch die Nasenlöcher und öfters auch zwischen den Kieferleisten Wasser in die Mundhöhle eingesogen. Durch darauffolgendes Heben des Mundbodens und durch den "Kiemenschlag" wird der grösste Teil des Wassers durch die Kiemenspalten herausgepresst, während ein Teil, besonders in den letzten Tagen des Wasserlebens, durch die Mundöffnung entweicht.

Die Larven steigen während ihrer ganzen Entwicklungszeit öfters an die Wasseroberfläche und geben durch den Mund Gas ab, welches meist in Form von kleinen Gasblasen an der Wasseroberfläche sichtbar wird. Schon Rusconi (1854) machte diese Beobachtung, und er betrachtet das Gas als ein Ausscheidungsprodukt der Lungen, ähnlich demjenigen, welches von der Schwimmblase der Fische ausgeschieden wird. Da solche Gasblasen während der Praemetamorphose häufiger angetroffen werden, muss auf eine stärkere Gasausscheidung während dieser Periode geschlossen werden. Uhlenhuth (1913), Dennert (1924) u. a. betrachten neben anderen Erscheinungen das Schweben der Larven an der Wasseroberfläche als Zeichen der nahenden Umwandlung. Nach meinen Beobachtungen eignet sich dieses Merkmal nicht besonders gut zur Bestimmung des Eintrittes der Praemetamorphose oder Metamorphose; denn es können sich auch jüngere Larven längere Zeit an der Wasseroberfläche aufhalten.

Mit dem Grösserwerden der Larven vermehren sich die Epidermisschichten. Der Gasaustausch auf der Bauch-, Rücken- und Schwanzfläche nimmt ab. Diese Abnahme wird aber in der Larvenperiode weitgehend kompensiert durch die Vergrösserung der Kiemen. In den Praemetamorphosestadien und vor allem in den noch im Wasser verbrachten Metamorphosestadien nimmt ausserdem die Buccopharyngealatmung an Intensität zu. Die Frequenz der Mundbodenbewegungen wird gesteigert, und die Rolle des Mundes gewinnt beim Ein- und Ausströmen des Wassers an Bedeutung. Die Mundschleimhaut betätigt sich zur Zeit der Verhornung

der äussersten Epidermisschichten und zur Zeit der plötzlichen Reduktion der Kiemenästchen (Stad. 0 bis +2) als hauptsächlichster Sauerstoff-Übermittler. In den letzten Tagen des Wasserlebens (Stad. —3 bis +1) bewegt sich die Kehlregion bei einigen Tieren 40—60 mal in der Minute auf und ab ("Atemfrequenz" 40—60 p/min).

Als Grund für das "An Land Gehen" der Salamanderlarven wurden von mehreren Autoren Einzelfaktoren als wesentlich angeführt. Nach Schaper (1902) soll während der Metamorphose der Sauerstoffmangel die Tiere an Land treiben, wobei dann der Sauerstoffbedarf durch die nun einsetzende Lungenatmung gedeckt wird. Dennert (1924) glaubt dagegen, dass der Beginn der Lungenatmung die Tiere veranlasse, just vor der Umwandlung öfters an die Wasseroberfläche hinauf zu schwimmen und so den Schritt Wasser—Land schliesslich ermögliche.

Auf Grund meiner Beobachtungen und fortschreitender Kenntnis der Umwandlungsvorgänge komme ich zum Schluss, dass die Phänomene, welche das "An Land Gehen" bewirken, komplexer Natur sind, und dass nicht Einzelfaktoren allein diese Umstellung hervorrufen. Wie vereinbart sich z. B. die Hypothese von Schaper mit meiner Beobachtung, wo eine Larve mit voll ausgebildeten Kiemenbüscheln auf Stadium —2 ans Land stieg ?

Der Zeitpunkt des "An Land Gehens" ist Schwankungen unterworfen. Viele Tiere verliessen das Wasser auf Stadium +1 und +2, während andere diesen Schritt erst auf Stadium +3 bis +4 "wagten". Die kleinere Anzahl der beobachteten Tiere stieg bereits auf Stadium 0, und M 134, M 139 und M 143 sogar auf Stadium —1 an Land. M 134 hatte schon auf Stadium —2 den Kopf und den halben Rumpf kurze Zeit an Land. Die Zeit, in der die Tiere "an Land gehen" schwankt also innerhalb 4—5 Tagen. Aus dieser Tatsache ist erklärlich, weshalb Kornfeld (1914), Uhlenhuth (1913) und Dennert (1924), welche bei ihren Untersuchungen das "An Land Gehen" der Larven als feste Marke benutzten, so grosse Schwankungsbereiche der auf diese Marke bezogenen Umwandlungsmerkmale feststellten.

Die Gründe, warum die Tiere zu so verschiedenen Zeiten (ca. Stad. —1 bis Stad. +4) ans Land steigen sind mannigfach. Ich will im Folgenden nur auf drei Hauptgruppen näher eingehen:

a) Die Mehrzahl der Tiere auf Stadium —1 oder 0 ist an Land noch gar nicht im Stande den Körper mit den Beinen zu heben, und das vollständige Verlassen des Wassers ist ihr, auch wenn alle anderen Bedingungen erfüllt sind, nicht möglich. 1—2 Tage nach der 1. Häutung sind die Beine etc. erstarkt, und gleichzeitig ist das Tier durch den grossen Gewichtsverlust (siehe S. 466) leichter geworden, so dass in dieser Beziehung dem Betreten des Festlandes kein Hindernis mehr im Wege steht.

b) Die Lungenatmung setzt meist erst auf Stadium 0 bis +1 ein. Larven, die früher mit dem Kopf und mit dem Vorderteil ihres Körpers über den Wasserspiegel ragen, werden in der Mehrzahl der Fälle nach wenigen Minuten wieder unter Wasser angetroffen. Der Mechanismus zur Luftatmung ist eben noch nicht in Tätigkeit; die betreffenden Larven "versuchten" zu früh, das Wasser zu verlassen. Der Beginn der Lungenatmung bei einem Tier, das im richtigen Momente aus dem Wasser steigt, lässt sich kurz wie folgt beschreiben: Die Kehle bläht sich auf, und durch plötzliches Oeffnen des Mundes entsteht ein Geräusch. Diese Blähungen wiederholen sich, bis die eigentlichen Atembewegungen der Kehlregion, vorerst noch unregelmässig, dann regelmässig einsetzen.

c) Durch die fortschreitende Verhornung der Epidermis, durch den Verschluss der Kiemenspalten und die schliesslich vollständige Resorption der Kiemen während der Metamorphose wird die respiratorische Bedeutung dieser Organe immer geringer. Die verstärkte buccopharyngeale Atmung vermag trotz ihrer Intensivierung manchmal schon von Stadium +3 an den nötigen Sauerstoff nicht mehr zu liefern, so dass Tiere, die aus irgend einem Grunde das Wasser nicht verlassen können, ersticken. Verschiedentlich fand ich Tiere, bei denen höchst wahrscheinlich die Lungenatmung nicht im richtigen Momente einsetzte, auf Stadium +2 bis +5 tot im Wasser. Oedeme (Versagen der Osmoregulation) waren gelegentlich während der Metamorphose ebenfalls die Todesursache (vergl. Marx 1935, S. 257), doch liessen sich letztere Fälle leicht von den ersteren unterscheiden.

Wir sehen also, dass eine grosse Anzahl Prozesse innerhalb kurzer Zeit aufeinander folgen oder nebeneinander abrollen müssen, damit der bedeutungsvolle Schritt des Mediumwechsels ermöglicht wird. Der Schwankungsbereich lehrt uns aber, dass den einzelnen

Faktoren ein gewisser "Spielraum" eingeräumt ist, innerhalb dessen das "An Land Gehen" immer noch gelingt. Bei *S. sal.* konnten wohl Unterschiede von 4—5 Tagen festgestellt werden; doch zeichnet sich diese Art bei normalen Aufzuchtbedingungen durch einen harmonischen Ablauf dieser aufs engste miteinander verketteten Prozesse aus, und die Tiere verlassen meist auf Stadium +1 bis +2 das Wasser.

Metamorphose- und junge Postmetamorphosestadien, die ans Luftleben angepasst waren, kehrten öfters für kurze Zeit ins Wasser zurück (meine Zuchtbedingungen werden vor allem dazu beigetragen haben; junge Feuersalamander tun dies im Freien wohl kaum). Solche Tiere decken ihren Sauerstoffbedarf während ihres kurzen Wasseraufenthaltes meist mit Hilfe der Buccopharyngealatmung, indem sie durch Heben und Senken des Mundbodens Wasser durch den Mund ein- und ausströmen lassen. Hatten sich aber die jungen Salamander schon mehrere Tage an Land aufgehalten, so kam die Buccopharyngealatmung meist nicht mehr in Gang, und nach kurzer Zeit verliessen sie das Wasser.

d) *DER EINFLUSS VON MILIEUVERÄNDERUNGEN AUF DEN ABLAUF DER UMWANDLUNG.*

1. *"Wasserentzug" während der Praemetamorphose.*

"Nahezu erwachsene Larven", die auf normale Weise in Wasser aufgezogen wurden und deren Kiemen sich noch in voller Tätigkeit befinden, ertragen es, wie Versuche von Kammerer (1904) und anderen Autoren ergeben haben, ohne Schaden, wenn man sie aus dem Wasser direkt in feuchtes Moos überträgt. Kammerer ist der Ansicht, dass bei solchen Larven die Lungenatmung frühzeitiger einsetzt.

Die Kontrolle dieser Versuche mit Praemetamorphosestadien (Stad. —8 bis —5) ergab folgendes Bild: Salamander können bereits auf diesem Entwicklungsstadium ohne Schaden an Land gebracht werden; doch muss die Umgebung sehr feucht gehalten werden. Der Ablauf der Umwandlung vollzieht sich bei diesen Larven normal. Die Lungenatmung kommt wie bei den Wassertieren ungefähr auf Stadium 0 in Gang. Eine Beschleunigung im Eintritt der Lungenatmung konnte nicht festgestellt werden. Bis

zum Einsetzen der Lungenatmung findet der Gasaustausch vor allem durch die Körperoberfläche statt. Ein Wasserhäutchen, welches in diesem feuchten Milieu die Tiere stets umgibt, vermittelt den Übertritt des Sauerstoffs, indem es die Vertrocknung der Haut verhindert. Die Kiemenästchen sind infolge Kapillarwirkung dicht an die Körperhaut angeschlossen; die Kiemenspalten sind meist geschlossen und verunmöglichen die eigentliche Buccopharyngealatmung. Blosse Kehlbewegungen sind aber mitunter sichtbar. Die Häutungen verlaufen normal.

2. *"Festlandentzug" während der Metamorphose.*

Schon Rusconi (1854) machte die Beobachtung, dass die Larven, die er verhinderte während der Umwandlung "an Land zu gehen", starben.

Meine Versuche bestätigen diese Beobachtung. Wird den Tieren verunmöglicht, das Wasser zu verlassen, so tritt meist unweigerlich ungefähr 3—5 Tage nach der 1. Häutung der Tod ein. Auf Stadium +2 bis +3 sind die Kiemenästchen zu Höckerchen reduziert, und die beiden äussersten Epidermisschichten sind verhornt, so dass der Gasaustausch hauptsächlich mit Hilfe der Buccopharyngealatmung vor sich geht. "Luftschnappen" an der Wasseroberfläche können sowohl die Larven- und Umwandlungsstadien als auch die umgewandelten Salamander nicht. Wahrscheinlich durch die Veränderung der Mundschleimhaut oder andere Faktoren kann schliesslich der O_2-Bedarf nicht mehr gedeckt werden, so dass der Tod infolge Sauerstoffmangel eintritt.

Der frühe oder späte Eintritt des Todes hängt vor allem von der Grösse des Tieres und von der Wassertemperatur ab. Larven, die ich durch Verfütterung von Schilddrüsensubstanz zur frühzeitigen Umwandlung veranlasste, konnten meist lange Zeit nach ihrer Verwandlung noch im Wasser leben. Die geringe Grösse und die deshalb relativ grosse Körperoberfläche sowie die geringe Zahl von Epidermisschichten ermöglichen es diesen Tieren, auch nach der Umwandlung im Wasser zu verbleiben. Larven, die bei 25°—29° C gehalten werden, sterben bereits auf Stadium 0 bis +1. Ein Aufenthalt der Larven in Temperaturen von 9°—10° C oder tiefer hat trotz Umwandlung der Tiere kein Ableben derselben zur Folge. Der Stoffumsatz bei solch tiefen Temperaturen ist gering, was sich natürlich in einem geringen O_2-Bedürfnis geltend

macht. Dazu besitzt Wasser von tiefer Temperatur einen höheren Sauerstoffgehalt als Wasser von hoher Temperatur, was die O_2-Aufnahme in tiefen Temperaturen begünstigt.

Werden umgewandelte Salamander ins Wasser zurückgebracht, so sterben sie infolge Sauerstoffmangel meist schon nach wenigen Stunden. Der junge Salamander M 150 von 53 mm Länge machte eine Ausnahme. Ich hielt ihn mehrere Tage von Stadium +34 an unter Wasser. Der Gasaustausch durch die Körperoberfläche und vor allem die Buccopharyngealatmung lieferten den erforderlichen Sauerstoff. Künstlich im Wasser zurückgehaltene junge Salamander sind nicht zu einer normalen Nahrungsaufnahme zu bewegen. Entweder fressen sie überhaupt nicht oder fressen nur selten einzelne Exemplare von Tubifex, so dass sie schliesslich eingehen.

3. *Einfluss des Futterentzuges bei Larvenstadien von 51 mm Länge auf den Umwandlungsprozess.*

Zwei Larven von 51 mm Länge wurde das Futter entzogen. M 80 zeigte nach wenigen Tagen "Kloakenmodellierung" (siehe S. 446) und erreichte 20 Tage nach Versuchsbeginn Stadium 0. Dieses Tier war auf Stadium —5 sehr mager. Sämtliche Praemetamorphose- und Metamorphosestadien wurden in normalen Zeiten und mit Ausnahme der Färbung ohne Verschiebung der einzelnen Resorptionsprozesse durchlaufen. Einzelne Resorptionsprozesse erfuhren allerdings eine Verkürzung. Der Flossensaum war bereits auf Stadium +3 resorbiert, und ebenso war die Parotisgegend auf Stadium +4 vollkommen eingedellt. Die Metamorphosehäutungen verliefen geradezu schematisch dem Normaltyp entsprechend (0, +2, +7, +9). Einzig die Färbung als deutlich wahrnehmbares Merkmal hinkte nach, indem auf Stadium —10 der Rücken noch nicht die Salamanderzeichnung aufwies und der Bauch nur schwach berusst war.

M 81 erreichte nach 26 Tagen Stadium 0 und verhielt sich im Gesamten wie M 80.

Von einem gewissen Larvenstadium an sind also die Larven im Stande, sich trotz Hunger umzuwandeln. Dieses Grenzstadium wurde nicht bestimmt; wahrscheinlich wird es aber individuell stark schwanken. Sicher ist aber die Tatsache, dass Larven von 51 mm und mehr sich ohne weitere Zufuhr von Nahrung umwandeln können, ohne dass dabei der Verlauf der Praemetamorphose oder

Metamorphose (mit Ausnahme der Färbung) gestört wird. Die Verkürzung einzelner Resorptionsprozesse (Flossensaum, Verschluss der Kiemenspalten) wird auf die bereits vor der Metamorphose zehrende Einwirkung des Hungerns auf verschiedene Gewebe zurückzuführen sein.

4. *Der Ablauf der Umwandlung bei Temperaturen von 24°—30° C.*

Der Ablauf der Abbau- und Aufbauprozesse wird verglichen mit demjenigen der Larven bei 20° C beschleunigt. Zwei Larven, die auf Stadium —6 und —7 in Wasser von 29° C gebracht wurden, erreichten Stadium 0 bereits nach 4 bezw. 6 Tagen. Weil diesen Tieren aus Versehen das "An Land Gehen" nicht ermöglicht wurde, starben sie am Häutungstage. Larven, die ich ungefähr auf Stadium —10 und —5 in Wasser von 24°—25° C brachte, erreichten durchschnittlich Stadium 0 in 7 und 4 Tagen. Larve M 87 machte eine Ausnahme, indem dieselbe ungefähr auf Stadium —8 in diese Temperatur gebracht wurde und bis zum Stadium 0 11 Tage brauchte. Bei zwei Larven entsprach der Resorptionsgrad des dorsalen Flossensaumes am Tage der 1. Häutung demjenigen von Stadium +1. Die Zeit von Stadium 0 bis zum Ende der Metamorphose wird um 1—2 Tage abgekürzt. Die Versuche zeigen die Beschleunigung der Umwandlung, aber auch die Tatsache, dass die Van t'Hoffsche Temperaturregel für die verschiedenen Prozesse der Umwandlung bei Temperaturen über 25° C nicht gilt und zwar wohl infolge der Stenothermie der Salamanderlarven.

5. *Der Ablauf der Umwandlung bei Temperaturen von 14°—15° C.*

Praemetamorphosestadien brauchen, verglichen mit Larven bei 20° C, die doppelte Zeit bis zur Erreichung von Stadium —5. Ist dagegen Stadium —5 erreicht, so geht der weitere Abbau rascher vor sich. Ebenso weisen die weiteren Veränderungen von Stadium 0 an eine Verzögerung auf, die aber niemals die doppelte Zeit ausmacht.

Interessant is bei diesen Versuchen der Befund, dass die Praemetamorphosestadien —15 bis ca. —7 eine grössere Verzögerung erleiden als die Metamorphosestadien, welch letztere eine Beschleunigung nach der Van t'Hoffschen Regel erfahren.

6. *Der Ablauf der Umwandlung bei Temperaturen von 9°—10° C.*

Nicht nur tritt die Umwandlung der Larven bei einer Temperatur von 9°—10° C verglichen mit bei 20° C gehaltenen Tieren bedeutend später ein; auch der zeitliche Ablauf der Resorptions- und Aufbauprozesse während der Umwandlung geht beträchtlich langsamer vor sich. Praemetamorphosestadien (—15 bis ca. —7) brauchen bis zum Erreichen von Stadium —5 die drei- bis mehrfache Zeit. Ist dagegen einmal Stadium —5 bis —4 erreicht, oder werden die Tiere erst auf diesem Stadium in die niedere Temperatur gebracht, so brauchen sie ungefähr die doppelte Zeit bis Stadium 0, entsprechend der Van t'Hoffschen Regel. Die Häutungen verlaufen normal, der zeitliche Abstand von Häutung zu Häutung ist ebenfalls verdoppelt. Um auch nach der 1. Häutung in der gleichen Temperatur den weiteren Verlauf der Resorptionsprozesse zu untersuchen, mussten die Tiere im Wasser zurückgehalten werden, da die Lufttemperatur im betreffenden Raume bis gegen 20° C stieg. Bei Temperaturen um 10° C und tiefer sind die Tiere auch nach der Umwandlung im Wasser lebensfähig. Die Nahrungsaufnahme unter Wasser ist aber gestört; denn die jungen Salamander sind nur auf dem Festlande im Stande, Nahrung in beträchtlicher Menge zu fressen.

Es zeigte sich, dass auch die weiteren Abbauprozesse nach der 1. Häutung eine doppelte bis mehrfache Verzögerung erfahren. Die Zeitdauer der Kiemenästchenreduktion ist verdoppelt, während die Kiemenstämme ungefähr einen Monat nach der 1. Häutung verschwinden. Aehnlich verhält es sich mit den Kiemenspalten. Diese sind auf Stadium +8 bis +10 stark kollabiert. Drei Wochen nach Stadium 0 sind aber die distalen, kaudalen Kiemenplatten unterhalb der Stummel der Kiemenstämme noch sichtbar und heben sich infolge ihrer starken Blutversorgung durch schwache Rotfärbung ab. Diese Reste der Kiemenplatten tragen wahrscheinlich zum Teil zum Gasaustausch bei.

Allgemein kann gesagt werden, dass bei den verschiedenen Prozessen der Umwandlung, die ich in früheren Abschnitten durch Messungen in Kurvenform darzustellen versuchte, sich bei Temperaturen von ungefähr 20°—10° C stets der gerade Teil der Kurven nach der Van t'Hoffschen Regel verhält, während die gekrümmten Kurvenanfänge und Kurvenenden eine grössere Verzögerung erfahren.

7. *Der Ablauf der Umwandlung bei Temperaturen von 0°—5° C.*

Sämtliche Versuchstiere nahmen bei diesen Temperaturen keine Nahrung auf. Die Larven blieben auf ihrem Entwicklungszustande. Ebenso wurde die Praemetamorphose (—15 bis ca. —7) unterbrochen, wenn ich Tiere auf einem dieser Stadien in Wasser von 0°—5° C versetzte. Tiere, die auf Stadium —5 bis 0 in diese tiefen Temperaturen gebracht wurden, zeigten wohl einen gewissen Stillstand der Resorptionsprozesse; im Laufe von 2 Monaten wiesen aber alle Tiere einen deutlichen Fortschritt ihres Metamorphosegrades auf. Der Flossensaum der Stadien —5 erreichte z.B. den Resorptionsgrad von Stadium 0, und die Haut löste sich flockenartig vom Körper. Larven, die ich im Stadium 0 in Temperaturen von 0°—5° C brachte, zeigten bereits nach 3 Wochen eine Flossensaumreduktion, welche ungefähr Stadium +3 entsprach. Bei keinem der Tiere kam es jedoch zum Verschluss der Kiemenspalten, dagegen hatten alle anderen Merkmale einen der Flossensaumreduktion entsprechenden Entwicklungsgrad. Auch die Färbung verhielt sich den erreichten Stadien entsprechend. Es stellte sich nun die Frage, ob dieses sehr langsame Fortschreiten der Abbau- und Aufbauprozesse der Metamorphosestadien für die Temperaturen von 0°—5° C typisch ist. Vermehrte Temperaturkontrollen zeigten, dass der Gefrierschrank im Laufe der Dauer der Experimente öfters, allerdings nur für einige Stunden, die Temperatur von 5° C überschritt, so dass ich vorübergehend Wassertemperaturen bis zu 8° C messen konnte. Es lag nun nahe, zu untersuchen, ob wirklich diese stets nur einige Stunden andauernde Temperaturerhöhung für die Weiterentwicklung der Tiere verantwortlich gemacht werden muss. Zu diesem Zwecke brachte ich Tiere in den beiden Stadien —5 und 0 vorübergehend für wenige Wochen in Wasser von 0°—5° C. Wurden die Tiere wiederum in Temperaturen von 20° C gebracht, so setzte ohne Unterbruch die Weiterentwicklung ein, als wären diese Tiere überhaupt nicht in diesen tiefen Temperaturen gewesen. Alle Stadien wurden in normalen Zeiten durchschritten.

Die Versuche lassen den Schluss zu, dass die Weiterentwicklung der Tiere durch die vorübergehenden, wiederholten Temperaturerhöhungen veranlasst wurde, und dass also auch die Metamorphosestadien in Wasser von 0°—5° C auf ihrem Entwicklungszustande verblieben wären.

II. TEIL.

DIE ENTWICKLUNG DER SCHILDDRÜSE UND IHR VERHALTEN WÄHREND DER EMBRYONALPERIODE, DER LARVENPERIODE UND DER UMWANDLUNG.

A. Literaturübersicht (Entwicklung der Schilddrüse bei den Urodelen).

Maurer (1888) beschrieb als erster die Entwicklung der Schilddrüse bei den Urodelen. Nach ihm bildet sie sich bei *Triton taeniatus* und *Siredon pisciformis* (Axolotl) aus einer soliden Epithelknospe, welche sich von der ventralen Schlundwand "in der Gegend der 2. Schlundfalte" (nach den späteren Autoren entsteht sie aber in der Gegend der 1. Schlundfalte) in die vordere Teilungsgabel des Herzschlauches erstreckt. In den folgenden Jahren, bis in die neueste Zeit, wurden von verschiedenen Autoren weitere Vertreter der Urodelen auf die Schilddrüsenentwicklung hin untersucht. Platt (1896): *Necturus;* Livini (1902): *Salamandrina perspicillata:* Muthman (1904): *Triton alpestris* und *Axolotl;* (Marcus (1908): *Hypogeophis*); Eycleshymer und Wilson (1910): *Necturus maculatus;* Baldwin (1918): *Ambystoma punctatum;* Glaesner (1925): *Triton vulgaris;* Shumway und Sanders (1928): *Necturus.*

In neuester Zeit untersuchte Sanders (1935) je einen Vertreter der Perennibranchiaten *(Necturus)*, der Derotremen *(Cryptobranchus)*, der Salamandrinen *(Ambystoma)* und der lungenlosen Salamander *(Eurycea)*. Er bespricht die bis zu diesem Zeitpunkte vorhandene Literatur und vergleicht den Entwicklungsmodus der Schilddrüse bei diesen vier Urodelengruppen. Die Entwicklung der Schilddrüse erwies sich bei allen, entgegen einigen bisherigen Berichten, als weitgehend übereinstimmend. Nur im zeitlichen Ablaufe der Entwicklungsvorgänge sind bedeutende Verschiedenheiten festzustellen (siehe Sanders S. 602), die wahrscheinlich zum grössten Teil auf den verschiedenen Dottergehalt der Eier zurückzuführen sind.

Auf Grund der vergleichenden Untersuchungen von Sanders liess sich vermuten, dass die Entwicklung der Schilddrüse bei

Salamandra salamandra Linnaeus gleich ablaufe wie bei den übrigen Urodelen. Nach Marcus 1908 scheint die Entwicklung der Schilddrüse bei den Gymnophionen *(Hypogeophis)* von derjenigen der übrigen Urodelen und übrigens auch derjenigen der Anuren etwas abzuweichen, indem die Schilddrüse bei *Hypogeophis* aus der ventralen Schlundwand als hohler Schlauch nach hinten auswächst und sich vom Mundboden abschnürt. Das Lumen bleibt nach der Abschnürung noch längere Zeit erhalten.

B. Embryonalperiode.

Im Sommer 1935 und vor allem im regnerischen Sommer 1936 erhielt ich aus der Gegend um Reigoldswil eine genügende Zahl Salamanderweibchen, und es gelang mir, auf operativem Wege fast lückenlose Embryonenserien zu erhalten. Deshalb war es mir möglich, die verschiedenen Phasen der Schilddrüsenentwicklung genau zu verfolgen. Die Schilddrüse von *S. sal.* ist bis jetzt noch nicht beschrieben; sie entwickelt sich aber auf die für die Urodelen von Sanders (1935) beschriebene typische Weise.

Da die einzelnen Phasen beim Feuersalamander besonders klar, geradezu schematisch durchschritten werden und Abbildungen der Schilddrüsenentwicklung nur für einzelne Etappen in der Literatur vorhanden sind, gebe ich im Folgenden eine kurze Beschreibung der markanten Entwicklungsschritte dieses Organs. Rekonstruktionen und Abbildungen von Sagittalschnitten sollen zur Klarheit beitragen.

1. *Salamandraembryo: Stadium 1 (Länge ca. 6,2—6,5 mm).*

Dies ist das jüngste von mir untersuchte Stadium (siehe Abb. 1).

Die ventrale, mit Dotter beladene Schlundwand zeigt mit Ausnahme einer von der Mundplatte bis auf die Höhe der Herzanlage sich hinziehenden, lumenwärts gerichteten, schwachen Rinne noch keine besondere Differenzierung. Das Schlundepithel ist deutlich einschichtig. Die spätere ungefähre Lage der Kiemenspalten ist durch den Dotterreichtum hintereinander angeordneter Zonen in der Gegend der seitlichen und ventralen Schlundwand angedeutet. Die Herzanlage ist deutlich sichtbar und erstreckt sich bis unter den Pharynxboden. Abb. 25 gibt den Sagittalschnitt durch den

Kopf eines Embryos von ungefähr 6,3 mm Länge wieder. Die Mundplatte besteht aus einer dünnen, ektodermalen, zweischichtigen Platte (Deckschicht und Sinnesschicht) und dem pfropfartigen entodermalen Anteil. Oralwärts vom Perikard und diesem anliegend verläuft der Medianlinie entlang eine nach unten gerichtete, leistenartige Verdickung des Schlundbodens, die gegen die Mundplatte zu ausläuft. Ausser dieser medianen Verdickung des Entoderms,

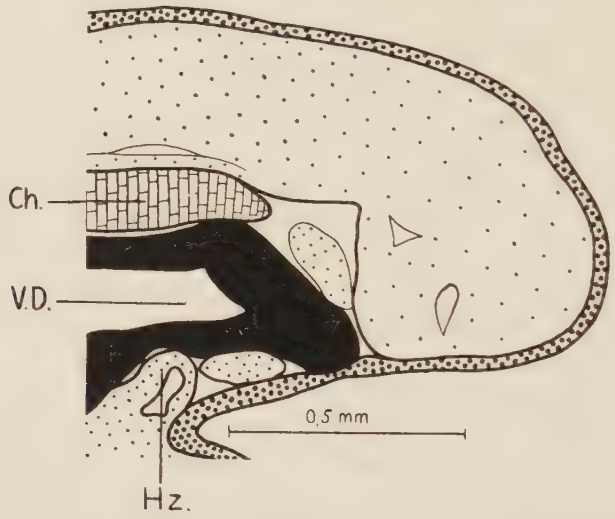


Abb. 25.
Sagittalschnitt durch den Kopf eines Embryos von *S. sal.* (Länge: 6,3 mm)

die in der Gegend des Perikards ihr Maximum erreicht, ist noch keine Andeutung der beginnenden Schilddrüsenentwicklung zu finden.

2. *Salamandraembryo: Stadium 2 (Länge 6,7—8,5 mm).*

Das Lumen des Pharynx hat sich gegenüber Stadium 1 merklich erweitert (Abb. 26). Die Herzanlage weist einen höheren Differenzierungsgrad auf. Die Mundplatte (Rachenhaut) besteht bei den grösseren dieser Embryonen ausser dem pfropfartigen entodermalen Anteile noch aus der oberen Ektodermschicht (Deckschicht). Die der ektodermalen Deckschicht innen anliegende ektodermale Sinnesschicht zeigt in der Region der Mundplatte

bedeutende Veränderungen. Cephal von der Rachenhaut ist sie zwischen Entoderm und Vorderhirn eingewachsen und bildet später den Vorder- und Mittellappen der Hypophyse. Kaudal und vor allem seitlich von der Rachenhaut schiebt sich die Sinnesschicht ebenfalls einwärts und zwar zwischen das Entoderm des Mundbodens und das viscerale Mesoderm. Die Sinnesschicht bildet den für die Urodelen typischen Ektoderm-Kragen (ectodermal

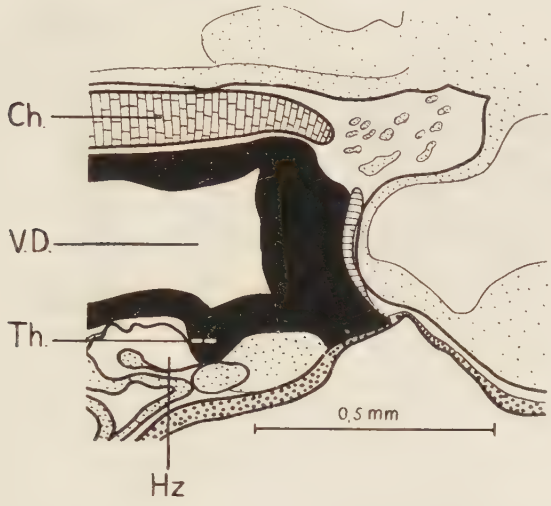


Abb. 26.
Sagittalschnitt durch den vordersten Darmabschnitt eines Embryos von *S. sal.* (Länge: 6,7 mm).

collar). Nach eingehenden histologischen und experimentellen Untersuchungen von Reisinger (1933) reicht dieser Ektoderm-Kragen nicht bis zur Schilddrüsenanlage. Demnach ist die Schilddrüse entodermaler und nicht ektodermaler Herkunft, wie E. Marcus (siehe Reisinger) anhand der einwachsenden Sinnesschicht glaubte nachweisen zu können. — Der Schlundboden zeigt ebenfalls charakteristische Veränderungen. Im vorderen Teile des Pharynxbodens verläuft in der Gegend der sich bildenden 1. Kiementaschen eine Querfurche, welche wahrscheinlich durch die Aufwölbung des über dem Herzen gelegenen Schlundbodens und der auf diesem Stadium beginnenden Ausbildung der vordersten Schlundtaschen, oder auch durch das Vordringen der ektodermalen Sinnesschicht

entstanden sein mag. Die in der Medianlinie liegende Leiste des Schlundbodens bildet wahrscheinlich zum Teil infolge dieser Querrinnenbildung einen soliden, knospenartigen Auswuchs, welcher anfänglich nur kurz und kaudalwärts nach hinten unten gerichtet ist und das Perikard berührt. Diese Knospe — die Anlage der Schilddrüse — liegt unterhalb der Mitte der Querfurche und wird

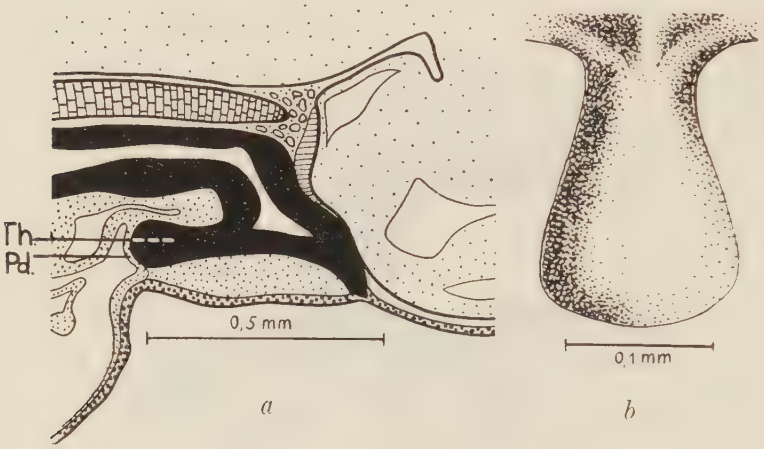


Abb. 27.

a) Sagittalschnitt durch den vordersten Darmabschnitt eines Embryos von *S. sal.* (Länge: 11,2 mm).

b) Rekonstruktion des Schilddrüsenkolbens.

seitlich von den beiden Aortenwurzeln eingeschlossen. Die Schilddrüse entsteht also in der Region der 1. Kiementaschen, aus dem medianen Teil des Pharynxbodens. Die Querfurche, die sich etwas hinter der Mundplatte befindet, wird durch die medioventrale Verschmelzung der 1. Kiementaschen immer ausgeprägter. In späteren Stadien kommt es geradezu zur Einrollung der vordersten Zone des Schlundbodens. Die Schilddrüse wächst dann scheinbar von der Mitte des hinteren Randes dieser Falte (nach Drüner 1902: Plica hyomandibularis), welche unter der ventralen Wand des Pharynx liegt, nach hinten und bekommt dadurch eine zum Schlundboden parallele Lage.

3. *Salamandraembryo: Stadium 3 (Länge 11—11,2 mm).*

Die Schilddrüsenknospe zieht als kolbenartiges Gebilde von der Mitte des hinteren Randes der verschmolzenen 1. Kiementaschen nach hinten und berührt noch immer die vordere Perikardwand (Abb. 27 a). Der vordere Teil des Schilddrüsenzapfens zeigt bereits eine geringe Einschnürung (Abb. 27 b), während der hintere Teil dieses kolbenartigen Gebildes am umfangreichsten ist. Der Schilddrüsenzapfen ist auf diesem Stadium noch eine einheitliche zylindrische Masse, die noch keine Andeutungen der bald einsetzenden Aufspaltung aufweist.

Vom ersten Auftreten der Schilddrüsenknospe bei einer Embryolänge von ca. 6,5 mm an bis zu diesem Stadium ist ihre Frontfläche mit dem Perikard in Berührung. Im Gegensatz dazu fand BALDWIN (1918) bei *Ambystoma punctatum*, dass der Schilddrüsenzapfen das Perikard nie erreicht. SANDERS (1935) untersuchte ebenfalls *Ambystoma*, und er kommt zum Schluss, dass bei allen von ihm untersuchten Urodelen der Schilddrüsenzapfen das Perikard berührt, allerdings erst von einer gewissen Entwicklungsperiode an. Nach meinen von diesen beiden Befunden abweichenden Feststellungen bei *S. sal.* liegt die Schilddrüsenknospe vom Beginn ihres Auftretens an bis Stadium 4 ständig dem Perikard an.

Der Schilddrüsenanlage parallel verläuft jederseits die schon in früheren Stadien sichtbare "Arteria hyomandibularis" (MAURER). Sie enthält vereinzelte Erythrocyten.

4. *Salamandraembryo: Stadium 4 (Länge ca. 13 mm).*

Das mesodermale Gewebe hat in der Pharynxgegend stark an Umfang zugenommen. Alle Kiementaschen sind gut sichtbar. Das Visceralskelett ist im Entstehen begriffen; die Kiemenspalten sind aber noch nicht durchgebrochen. Die Pharynxzone ist merklich länger geworden, und die Schilddrüse hat sich vom Perikard entfernt. Durch die Bildung des Hyoidapparates bekommt die ganze Schilddrüsenanlage im Längsschnitt eine geschwungene Form (Abb. 28). Gleichzeitig mit der Entfernung vom Perikard beginnt sich die Spitze des Schilddrüsenkolbens zu spalten. Mit der weiteren Aufspaltung geht stets eine grubenförmige, längsgerichtete Eindellung der hinteren Zone der Dorsalfläche des Schilddrüsenzapfens einher. Diese Eindellung wird gegen den

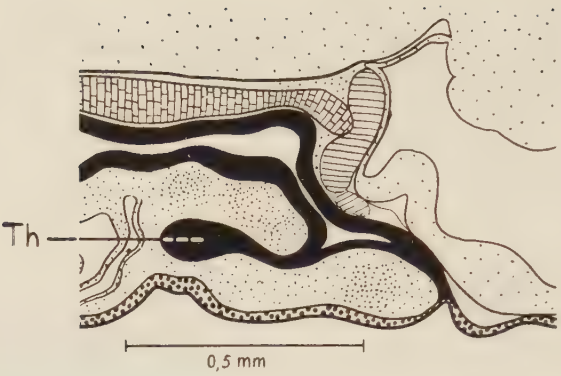


Abb. 28.

Sagittalschnitt durch den vordersten Darmabschnitt eines Embryos von *S. sal.*
(Länge: 13 mm).

Abb. 29.

a) Rekonstruktion des Schilddrüsenkolbens eines Embryos von *S. sal.*
(Länge: 12,4 mm).

b) Rekonstruktion des Schilddrüsenkolbens eines Embryos von *S. sal.*
(Länge: 13,6 mm).

kaudalen Abschnitt des Zapfens hin tiefer, bis es zur Aufspaltung in zwei Lappen kommt. In der weiteren Entwicklung greift diese Eindellung immer mehr gegen die Basis des Zapfens vor, und die kaudale Aufspaltung greift nach vorn (Abb. 29 a u. b). Die Durchschnürung des vorderen Teiles des Kolbens schreitet rascher vor, so dass die Schilddrüse stielartig mit der Epithelplatte verbunden ist.

5. *Salamandraembryo: Länge 14—14,5 mm.*

Die Region der Kiemenbögen hat beträchtlich an Ausmass zugenommen. Kiemenbögen und Muskeln sind teilweise sichtbar.

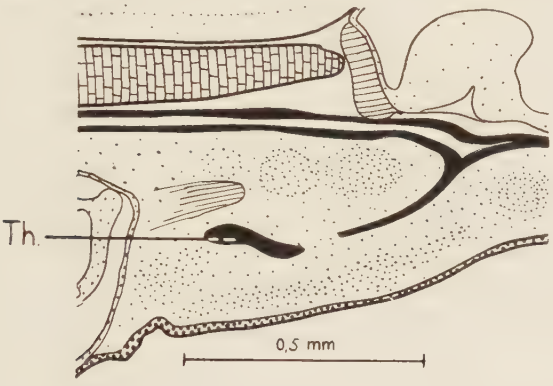


Abb. 30.
Sagittalschnitt durch den vordersten Darmabschnitt eines Embryos von *S. sal.* (Länge: 14,2 mm).

Die Schilddrüse hat sich gegenüber Stadium 4 noch weiter vom Perikard entfernt. Durch weitere Streckung der Visceralgegend ist der Abstand der Hauptmasse der Schilddrüse von ihrem Ansatze an der unter den ersten Hyoidbogen umgestülpten Mundbodenplatte immer grösser geworden, der verbindende Stiel immer dünner, bis schliesslich bei einer Embryolänge von ungefähr 14 mm der Stiel reisst (Abb. 30). Die Mundbodenfalte weicht, wahrscheinlich infolge des Nachlassens des von der Schilddrüse her wirkenden Zuges, in ihrem mittleren Teile nach vorn (Abb. 31). Da ich bei den Larven weit vorne unterhalb der "Zungenregion" öfters eine mediane, akzessorische Schilddrüse von wenigen Follikeln

fand, muss angenommen werden, dass bei dieser Lostrennung des noch unpaaren Schilddrüsenkomplexes von der mit dem Pharynx verbundenen Mundbodenfalte einzelne Schilddrüsenzellen vom Mesoderm eingeschlossen wurden. Bei einigen Larven konnte ich mit Hilfe solcher akzessorischer Schilddrüsen geradezu die entodermale Herkunft des Schilddrüsenmaterials feststellen.

Der Spaltungsprozess am Hinterende des Schilddrüsenzapfens ist gegenüber Stadium 4 bedeutend fortgeschritten. Besonders haben sich die beiden Gabelspitzen mit der Ausbildung der Copula des Hyoidbogens beträchtlich voneinander entfernt (Abb. 31). Vorne ist aber die Verbindung der beiden Lappen noch sehr deutlich. Der Zusammenhang der Schilddrüsenlappen bleibt oral noch lange erhalten. Meist erst bei einer Embryolänge von 17—18 mm sind die Lappen vollständig getrennt. In der Periode von Stadium 3 (11 mm) bis zur Embryolänge von ca. 14—14,5 mm, also vom eigentlichen Schilddrüsenzapfen bis zu dessen kaudaler Aufspaltung und Trennung vom Mundboden, hat der Schilddrüsenkomplex nur wenig an Masse zugenommen. Während dieser Zeit charakterisiert besonders deutlich die grosse Zahl von Dotterplättchen die Herkunft der Schilddrüsenzellmassen vom Mundboden. Die Abgrenzung gegen das umliegende dotterarme Mesoderm ist stets klar. Nachdem die kaudalen Spitzen der beiden Lappen ihre definitive Lage lateral von den Mm. cerato-hypobranchiales (Drüner 1902) erreicht haben, vermindern sich die Dotterplättchen rasch; Mitosen treten in immer stärkerem Masse auf, und der ganze Zellkomplex wird

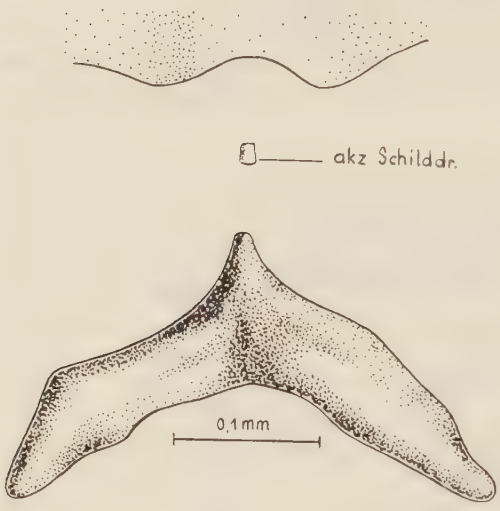


Abb. 31.

Rekonstruktion der Schilddrüse eines Embryos von *S. sal.* (Länge: 14,2 mm).

umfangreicher und locker. Die Abgrenzung gegen das umliegende Gewebe wird bis zur Ausbildung einer Bindegewebshülle vorübergehend unscharf.

6. *Salamandraembryo: Länge 17—18 mm,*
Kiemenlänge 3,5—4 mm.

Die Kiemenspalten sind durchgebrochen. Die Vorderfüsse bilden einen "Dreizack", und die Hinterextremitäten stellen eine noch undifferenzierte, kurze Knospe dar. Knorpel und Muskel des Visceralapparates sind ausgebildet.

Die Schilddrüsenlappen sind oral fast immer vollständig getrennt und haben ihre definitive Lage annähernd erreicht. Der vordere Teil der Lappen liegt lateral vom Muskelkomplex: M. abdomino-hyoideus—M. sterno-hyoideus. Die kaudale Hauptmasse der Lappen liegt lateral und dorsal vom M. cerato-hypobranchialis. Die Schilddrüsenlappen bilden eine lockere Zellmasse, in welcher vereinzelte Dotterschollen zerstreut liegen. Die Zellgrenzen sind teilweise sichtbar. Sie ziehen im Schnitt als gewundene Linien zwischen den Kernen und dem vakuolisierten Plasma hindurch. In der Zellmasse zerstreut sind die ersten Kolloidtröpfchen sichtbar. Einige derselben liegen deutlich intrazellulär, während andere zwischen den Zellen liegen oder bereits von 2 Kernen eingeschlossen werden (primitivster Follikel). Mit stärkster Vergrösserung sah ich in einzelnen Kolloidtröpfchen bereits kleine helle Höfe (ev. die ersten chromophoben Vakuolen). Ebenso sind mehrere intrazelluläre Kolloidtröpfchen von einem hellen Hofe umgeben. Eigentliche Follikel sind noch keine vorhanden. Mitosen werden vereinzelt angetroffen. Der Plasmagehalt der Zellen ist noch gering. In den Gefässen, die dem Drüsenkomplex anliegen, sind Erythrocyten zu finden. Von einer Bindegewebshülle, welche die Schilddrüse umgibt, kann noch nicht gesprochen werden.

Bei der vollständigen Trennung der beiden Lappen können wiederum wie bei der Lostrennung vom Mundboden einzelne Zellen median liegen bleiben. Diese bilden später akzessorische Schilddrüsen von meist nur wenigen Follikeln. Solche mediane akzessorische Schilddrüsen fand ich bei den Larven von *S. sal.* sehr häufig; sie liegen gewöhnlich dorsal vom M. genio-hyoideus und ventral vom ersten Basibranchialknorpel. Mediane akzessorische

Schilddrüsen wurden bei den verschiedensten untersuchten Urodelenarten festgestellt. Bei einigen Arten sind sie regelmässig anzutreffen (z. B. *Necturus*), bei anderen nur gelegentlich (z. B. *Cryptobranchus*, *Ambystoma*), und bei *Eurycea* wurden akzessorische Schilddrüsen überhaupt noch nie gefunden. Nach meinen Befunden bei *S. sal.* muss man zwei Arten akzessorischer Schilddrüsen nach ihrer Herkunft unterscheiden:

1. Mediane akzessorische Schilddrüsen, welche aus Zellkomplexen entstehen, die beim Losreissen der noch einheitheitlichen Schilddrüsenmasse vom Mundboden zurückbleiben (Embryolänge ca. 14 mm). Von solchen Zellen abstammende Follikel liegen weit oral, dorsal oder zwischen M. geniohyoideus.

2. Mediane akzessorische Schilddrüsen, die aus Zellkomplexen entstehen, welche bei der Trennung der beiden Lappen (Embryolänge 17—18 mm) zurückbleiben und etwas vor die beiden Schilddrüsen, dorsal vom M. genio-hyoideus, zu liegen kommen.

7. *Salamandraembryo: Stadium 5 (Länge 22—23 mm); Kiemenlänge 5,5—6,5 mm.*

Die Zehen der Vorderextremitäten sind ausdifferenziert. Die Hinterfüsse bilden einen schwach ausgebildeten "Dreizack".

Die beiden Lappen der Schilddrüse haben an Masse beträchtlich zugenommen. Ein Zellstrangstadium der Schilddrüse zur Zeit der Follikelbildung, wie es Uhlenhuth (1927) bei *Ambystoma opacum* vorfand, kann bei *S. sal.* nicht festgestellt werden. Die Hauptportion der Schilddrüse, die lateral vom M. cerato-branchialis liegt, bildet einen nach aussen bereits deutlich abgegrenzten Komplex. Blutgefässe befinden sich innerhalb der Schilddrüse, und Bindegewebsfasern unterteilen die Drüsenmasse in verschiedene Bezirke. Kleinere und grössere Kolloidtröpfchen sind besonders in diesem Hauptkomplexe der Schilddrüse häufig anzutreffen (Abb. 32). Das Kolloid färbt sich mit Azan homogen blau. Am Rande der grösseren Kolloidtröpfchen befinden sich vereinzelt chromophobe Vakuolen. Die Anwesenheit solcher Vakuolen ist, wie allgemein angenommen wird, ein Zeichen der Kolloidausschüttung in die Blutbahn, zeugt also von der Aktivität der Drüse. Die grösseren Kolloidtropfen liegen innerhalb von Follikeln. Diese Follikel setzen sich allerdings erst aus wenigen Epithelzellen zu-

sammen. Die Follikelzellen haben vorwiegend kubische Gestalt. Ihr Plasma ist feinkörnig. Die Hauptmasse der Lappen ist aber noch undifferenziert. Dotterschollen finden sich keine mehr vor. Erythrocyten können sowohl innerhalb der Schilddrüse, als auch in den der Schilddrüse anliegenden Gefässen (Jugularvenen) ange-

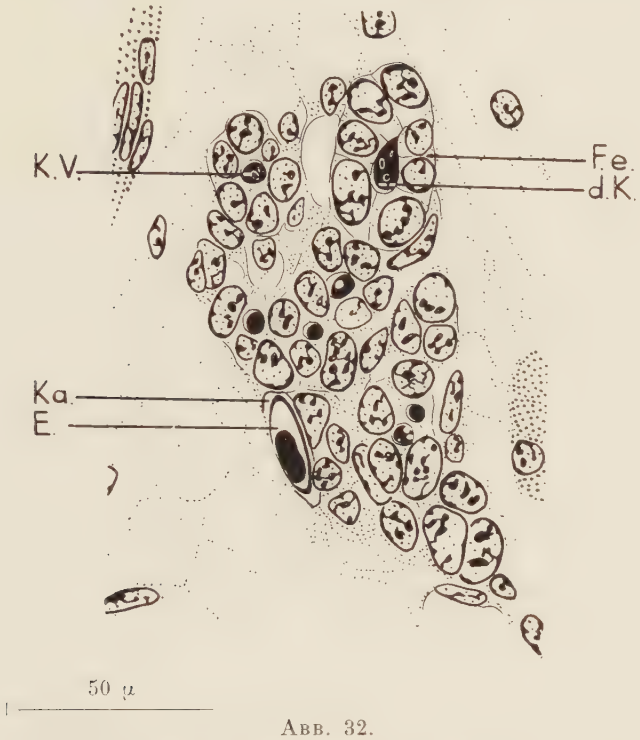


Abb. 32.

Querschnitt durch die Schilddrüse eines Embryos von *S. sal.* Stadium 5 (Länge: 22,5 mm). 6 μ, Zenker-Azan.

troffen werden. Die vorderen Zellmassen, welche mitunter plattenartig dem Muskelkomplex M. abdomino-hyoideus und M. sterno-hyoideus lateral anliegen, sind meist am schwächsten differenziert.

Schon Embryonen von 19-20 mm Länge weisen öfters einen ähnlichen Bau der Schilddrüse auf. Auf Grund des vorhandenen Kolloids und der Anwesenheit der chromophoben Vakuolen kann auf die zu diesem Zeitpunkte einsetzende Ausschüttung von Schilddrüsenkolloid in die Blutbahn geschlossen werden.

8. *Salamandraembryo: Länge ca. 28—31 mm, Kiemenlänge 5—6 mm.*

Die Kiemenfäden, die bei einer Embryolänge von 25—28 mm ihre maximale Länge von 7—8 mm aufweisen (siehe Abb. 6 und 9 a)

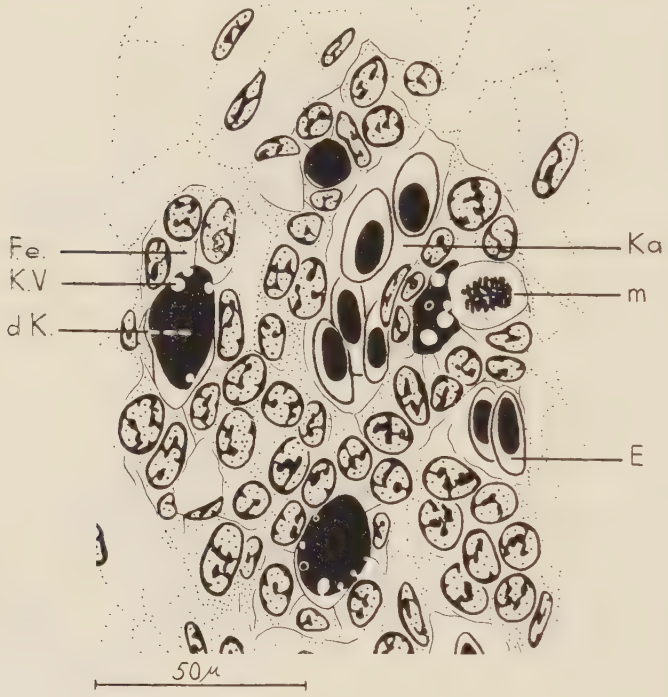


Abb. 33.

Querschnitt durch die Schilddrüse eines Embryos von *S. sal.* (Länge: 30,5 mm). 7 μ, Duboscq-Brasil-Azan.

sind auf dem hier untersuchten Embryonalstadium in Reduktion begriffen.

Die Schilddrüse ist in lockeres Bindegewebe eingeschlossen und von Verzweigungen der Jugularvenen durchsetzt, welche auf den Schnittbildern die Schilddrüsenmasse in einzelne Lappen aufspalten. Mit Kolloid gefüllte Follikel von verschiedener Grösse sind überall zerstreut anzutreffen. Das Zellplasma ist stark ausgebildet und fein gekörnt (Abb. 33). Die Follikelzellen sind meist durch deutliche Zellgrenzen getrennt. Chromophobe Vakuolen

befinden sich am Rande des chromophilen Kolloides in den grossen Follikeln besonders häufig, während sie im Kolloid kleiner Follikel fehlen können. Auffallend neben der relativ grossen Zahl chromophober Vakuolen ist die starke Durchblutung der Schilddrüse. Diese beiden Tatsachen lassen auf eine erhöhte sekretorische Tätigkeit der Schilddrüse schliessen, die mit der während dieser Zeit stattfindenden Reduktion der embryonalen Kiemenfäden in Beziehung gebracht werden muss. Es drängt sich hier ein Vergleich mit der von Sklower (1925) gefundenen erhöhten sekretorischen Tätigkeit der Schilddrüse bei den Anuren zur Zeit der Prometamorphose auf. Sklower fand bei den Urodelen keine der Prometamorphose der Anuren entsprechende praemetamorphotische Entwicklungsphase, und er setzte deshalb in gewissem Grade die Prometamorphose der Anuren und der Gymnophionen der Metamorphose der Urodelen gleich. Klumpp und Eggert (1934, S. 378) sprechen auf Grund verschiedener Überlegungen die Vermutung aus, dass dieser Vergleich unrichtig und dass auch bei den Urodelen eine Prometamorphose vorhanden sei. Aeusserlich komme aber diese an den Kiemen nicht richtig zum Ausdruck, "müsste sich aber, ähnlich wie bei den Anuren, an dem Verhalten der Schilddrüse nachweisen lassen", was aber wegen mangelnder Untersuchungen bis jetzt noch nicht festgestellt werden konnte. Meine Untersuchungen an *S. sal.* zeigen nun eine beträchtliche Reduktion der embryonalen Kiemenfäden zur Zeit der Embryonalperiode und gleichzeitig eine erhöhte Tätigkeit der Schilddrüse. Wir können also bei dieser Art von einer Prometamorphose sprechen. Die Ansicht von Sklower ist demnach unrichtig. Die Metamorphose der Anuren und diejenige der Urodelen sind gleich zu bewerten, obschon wahrscheinlich die wenigsten Vertreter der Urodelen so auffallende Veränderungen der Kiemen wie die vivipare Form *S. sal.* aufweisen. Die äusseren Kiemen der Anuren und die embryonalen Kiemenfäden von *S. sal.* sind transitorische Organe, welche der Wirkung des Schilddrüsenhormons unterstehen und in einem gewissen Momente der Entwicklung durch vermehrte Abgabe von Schilddrüsenhormon in die Blutbahn abgebaut werden. Wohl wird bei *S. sal.* zur Zeit der Bildung der langen Kiemenfäden schon Schilddrüsenhormon abgegeben, doch scheint der Schwellenwert des Schilddrüsenhormongehaltes des Blutes erst dann erreicht und überschritten zu werden, wenn die Kiemenfäden eine Länge

von 7—8 mm besitzen. Die Reaktionsbereitschaft der Kiemenfäden ist nämlich, wie Experimente zeigten, schon vorher vorhanden. Die Vermutung von KLUMPP und EGGERT, dass auch andere Urodelen mit geringerer Reduktion der Kiemenfäden im Verhalten der Schilddrüse doch eine Art Prometamorphose durchlaufen, ist durchaus möglich, muss aber noch bewiesen werden. Vermehrte Schilddrüsenaktivität in der "Vor- Umwandlungsperiode" wird mit dem Verschwinden transitorischer Organe gekoppelt sein und kaum auftreten, ohne dass im Körper grössere Veränderungen vor sich gehen.

C. Larvenperiode (bis Ablage der Larven).

a) *Winter- und Frühlingslarven (Winterphase).*

Um das Verhalten der Schilddrüse während des Winters zu verfolgen, musste ich die trächtigen Salamanderweibchen unter möglichst natürlichen Bedingungen halten. Zwei mit Moos ausgelegte Freilandterrarien, versehen mit Steinplatten und Holzbrettern, boten den Salamandern Unterschlupf. Die Temperatur schwankte zwischen 0°—5° C. Nur selten wurde für kurze Zeit die Nullgrenze unterschritten. Die folgende Beschreibung bezieht sich auf Larven, die so gehaltenen Weibchen während des Winters entnommen wurden.

Die Schilddrüse ist zur Zeit der Reduktion der embryonalen Kiemenfäden charakterisiert durch mittlere und kleinere, mit Kolloid gefüllte Follikel, zahlreiche chromophobe Vakuolen und durch die intensive Blutversorgung. Zur Zeit der vollständigen Reduktion der Kiemenfäden und der nun typischen fiederartigen Kiemen (siehe Abb. 9 b) konnte ich kein Nachlassen der Schilddrüsenaktivität feststellen. In die Periode bis Mitte Oktober fällt vielmehr die eigentliche Bildungszeit und Vergrösserung der Primärfollikel. Mitosen sind häufig anzutreffen, und die Blutversorgung ist gut. Chromophobe Vakuolen sind stets in mehr oder weniger grosser Anzahl vorhanden. Das Kolloid färbt sich bei allen Embryonen mit Azan homogen blau.

Bei Beginn der Winterperiode kann bereits von einer, allerdings noch zarten Bindegewebshülle gesprochen werden. Lymphräume und Aeste der Jugularvene grenzen an den Schilddrüsenkomplex

und durchziehen denselben. Die Durchklüftung der Drüse ist meist sehr stark. Follikelverschmelzungen sind spärlich zu finden. Bei *S. sal.* kann überhaupt in keiner Entwicklungsperiode ein Stadium festgestellt werden, das durch die Verschmelzung der Primärfollikel charakterisiert ist. Bei *Ambystoma opacum* dagegen ist die Verschmelzung der Primärfollikel bei Larven von 38–52 mm besonders typisch, und die Verschmelzung kann soweit gehen, dass schliesslich die Schilddrüse überhaupt nur noch aus einer geringen Zahl grosser Follikel zusammengesetzt ist (Uhlenhuth 1927). Im Gegensatz dazu besteht die Schilddrüse von *S. sal.* zum grössten Teil aus vielen, kleinen, kugeligen bis ellipsoiden Follikeln. Die Lage des Organs ist im Grossen und Ganzen gleich geblieben. Der vordere Teil der Lappen befindet sich im Winkel, der vom Muskelkomplex M. abdominohyoideus—M. sterno-hyoideus und dem Hypobranchiale I gebildet wird. Er liegt öfters noch plattenartig diesem Muskelkomplex an. Der mittlere und hintere Teil der Lappen, welcher auch die Hauptmasse bildet, liegt lateral vom M. cerato-hypobranchialis. In diesem Hauptteil der Lappen ist der Differenzierungsgrad, besonders bei den jüngsten Larven, am stärksten, während die vordere Partie etwas nachhinkt, was wahrscheinlich auf die späte Trennung der oralen Teile der Schilddrüse zurückzuführen ist.

Mit Beginn des winterlichen Kälteeinbruches (Ende Oktober) tritt die Schilddrüse in eine "Ruheperiode" ein (vergl. Winterplateau der Larven, Seite 433), und die Struktur der Schilddrüse bleibt während des Winters annähernd gleich (Abb. 34). Sie ist charakterisiert durch:

1. mit Azan blau sich färbendem Kolloid;
2. grosse Anzahl chromophober Vakuolen;
3. flache, kubische und an den Umbiegungstellen einzelner Follikel hohe Epithelzellen;
4. fein gekörntes Plasma, welches selten kleine chromophile Kolloidtröpfchen enthält;
5. Blutversorgung mittelstark;
6. geringe Zahl von Mitosen.

Die Struktur der Schilddrüse verrät also auch während des ganzen Winters volle Aktivität, wenn die Zahl der anwesenden chromophoben Vakuolen und Erythrocyten als Kriterium ange-

nommen wird. Diese Aktivität der Schilddrüse steht aber im Gegensatz zum geringen Stoffumsatz der Larven während dieser Periode. Hier scheint also die Diagnose der Schilddrüsenaktivität allein auf Grund des histologischen Bildes falsch zu sein. Experimentelle Befunde, die ich später anführe (S. 507), bestärkten mich in folgender

Abb. 34.

Querschnitt durch die Schilddrüse einer Winterlarve von *S. sal.* (23.II.1937). Larvenlänge: 33,5 mm. 8 μ, Duboscq-Brasil-Azan.

Annahme: Die tiefe Temperatur bewirkt eine „Konservierung" des Schilddrüsenzustandes wie er zu Beginn des Winters angetroffen wird, ohne dass aber entsprechend viel Kolloid an die Blutbahn abgegeben wird. Erst mit dem Zunehmen der Temperatur gegen das Frühjahr erhält die Schilddrüse einen neuen Impuls. Mitosen zeugen von einer weiteren Vergrösserung der Drüse. Veränderungen der Zahl der chromophoben Vakuolen gegen den

Sommer hin geben ebenfalls Kunde von ihrer Tätigkeit. Der zu dieser Zeit noch in der Darmwand vorhandene Dotter liefert die dazu notwendigen Materialien. Zur Zeit der Ablage der Larven (März-April) ist die Schilddrüse im Zustande voller Aktivität, und

Abb. 35.

Querschnitt durch die Schilddrüse einer erst Ende Mai abgelegten Larve von *S. sal.* (Larvenlänge: 34 mm). 8 µ, Suza-Azan.

Abb. 34 könnte ebenso gut ein Schnitt durch die Schilddrüse einer Larve im Momente der Ablage sein.

Die Follikelgrösse und Follikelzahl schwankt mitunter bei einzelnen Larven sehr stark; auch ist der Grad der „Durchklüftung" der Schilddrüsenkomplexe und entsprechend die Isolierung derselben durch eine Bindegewebshülle öfters starken Schwankungen

unterworfen. Mehrere während des Winters untersuchte Larven besitzen weniger und kleinere chromophobe Vakuolen, als Abb. 34 angibt. Das Gegenstück dazu zeigt eine Larve des Weibchens E 19 vom Solling (Westfalen), das ich am 29.XI.1935 öffnete. Das Kolloid fast sämtlicher Follikel ist durch eine grosse Zahl grosser chromophober Vakuolen verdrängt. Dem apikalen Epithelsaum entlang befindet sich meist noch eine blaugefärbte, schmale Zone von Kolloid. Die Epithelzellen sind niedrig bis kubisch. An Stelle des feinkörnigen Plasmas finden sich in den Epithelzellen chromophobe Vakuolen. Erythrocyten liegen überall zwischen den Follikeln.

Gelegentlich, wenn die Ablagebedingungen ungünstig sind, werden die Larven erst im Mai oder noch später abgesetzt. Die Untersuchung solcher Larven, die Ende Mai abgelegt wurden und bei welchen der Dotter vollständig resorbiert war, ergab ein vom eben beschriebenen Schilddrüsenbild abweichendes Verhalten. Abb. 35 zeigt einen Schnitt durch die Schilddrüse einer solchen Larve. Der Unterschied gegenüber der Schilddrüse eines im März—April abgelegten Tieres liegt in der kleineren Anzahl und besonders in der geringeren Grösse der chromophoben Vakuolen. Die zentralen Partien des Kolloids färben sich teilweise violett im Gegensatz zur bisherigen Blaufärbung des Kolloides. Uhlenhuth (1927) u.a. sind der Ansicht, dass das mit Azan sich violett oder rot färbende Kolloid dickflüssig ist und dass die Blaufärbung die Dünnflüssigkeit verrät. Auf Grund des histologischen Bildes muss man annehmen, dass die Aktivität der Schilddrüse herabgesetzt und demnach die Kolloidausschüttung in die Blutbahn geringer ist als bei den eigentlichen Frühlingslarven.

b) *Sommerlarven.*

Fast sämtliche gewonnenen Sommerlarven entstammen Salamanderweibchen vom Solling (Westfalen). Alle Weibchen wurden durch Wasserentzug verhindert, ihre Larven im Frühling abzulegen. Ein Unterschied der Larven aus den Solling-Weibchen gegenüber solchen von Reigoldswil besteht im Grade des Hungerzustandes. Dadurch, dass die Solling-Salamander mehr oder weniger lang in Terrarienhandlungen in erhöhter Temperatur gehalten wurden, ist in einem gewissen Momente der Hungerzustand dieser Larven

ausgeprägter als bei Larven, die zur gleichen Zeit aus Weibchen von Reigoldswil genommen wurden. Diese Weibchen wurden Ende April in die Terrarien gebracht. Die Temperaturen schwankten während des Sommers zwischen 15°—20° C.

Larven, die ich am 15.VII.1935 dem Uterus des Weibchens E 87 (Solling) entnahm, zeigten folgendes Verhalten der Schilddrüse: Die Durchklüftung des Organes ist gering, und deshalb sind die Follikel ziemlich dicht aneinander gelagert. Die Follikel selber sind durch den geringen Plasmagehalt der Zellen kleiner geworden. Deshalb ist der Schilddrüsenumfang kleiner als bei Winterlarven. Mitunter liegen Erythrocyten in den noch verbleibenden Zwischenräumen. Die Follikel sind prall mit Kolloid gefüllt (Abb. 36). Besonders auffallend ist die verschiedene Färbbarkeit des Kolloides. Die kleinsten Kolloidtröpfchen färben sich homogen blau. Die grossen Kolloidtropfen besitzen meist eine intensiv blau sich färbende "Kruste" (Aussenschicht, welche an den apikalen Epithelsaum grenzt), dann anschliessend eine hellblaue bis schwach violette Zone und öfters einen stark violett bis rot sich färbenden zentralen Teil. Vereinzelt befinden sich peripher im Kolloid kleine, chromophobe Vakuolen, die im Schnittbilde bläulich erscheinen. Das Follikelepithel ist niedrig, und die meist länglichen Kerne schmiegen sich mit ihrer Längsachse dem Kolloid dicht an. Plasma ist mitunter noch sichtbar; doch können Zellgrenzen nur ganz

Abb. 36.

Querschnitt durch die Schilddrüse einer Sommerlarve (Typ *a*: schlank) von *S. sal.* (Weibchen vom Solling (Westfalen)). Larvenlänge: 30.5 mm (15.VII.1936). 8 μ, Zenker-Azan. Vergr. 545-fach

vereinzelt festgestellt werden. Auf Grund des histologischen Bildes muss angenommen werden, dass es sich hier um eine Speicherschilddrüse handelt, die sehr wenig oder überhaupt kein Kolloid in die Blutbahnen abgibt.

Sämtliche Larven, die ich am 12.VIII.1936 dem Weibchen E 117 (Solling) entnahm, hatten mehr oder weniger starke Oedeme. Die Schilddrüsen dieser Larven zeigen ein noch extremeres Verhalten als diejenigen von E 87 (Abb. 37). Die stark dunkelblaue "Kruste"

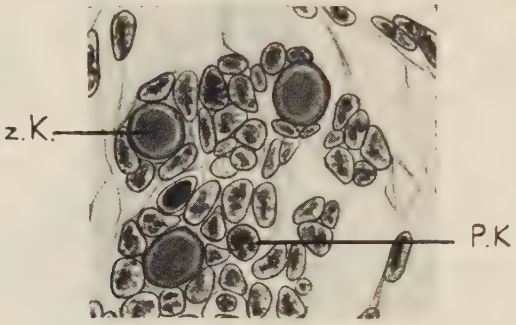


Abb. 37.

Querschnitt durch die Schilddrüse einer Sommerlarve (Typ *b*: Oedem) von *S. sal.* (Weibchen vom Solling). Larvenlänge: 26 mm (12.VIII.1936). 8 μ, Zenker-Azan. Vergr. 545-fach.

ist meist sehr dünn, und die anschliessende helle Zone geht teilweise plötzlich in die zentral gelegene, intensiv orange bis rot-violett gefärbte Hauptmasse über. Randständig können ebenfalls mitunter kleine chromophobe Vakuolen vorhanden sein. Das Follikelepithel ist sehr flach, und Plasma ist höchst selten deutlich zu sehen. Pyknotische Kerne sind zerstreut im Follikelepithel anzutreffen. Obschon auf Grund des histologischen Bildes kaum Kolloid an die Blutbahn abgegeben wird, sind trotzdem öfters zahlreiche Erythrocyten in den Zwischenräumen zu finden.

Im Gegenzatz zu den Larven von E 117 waren diejenigen des Weibchens E 116 (12.VIII.1936) (Solling) ausgesprochen schlank. Die gefüllte Gallenblase bildete meist eine Vorwölbung an der rechten Flanke. Die Struktur der Schilddrüsen dieser Larven entspricht derjenigen der Larven von E 117. Ein Unterschied

besteht in der vorwiegenden Blaufärbung des Kolloids (Abb. 38). Bloss der zentrale Teil des Kolloids der grossen Follikel ist violettrötlich gefärbt. Diese Blaufärbung fand ich aber nicht etwa nur

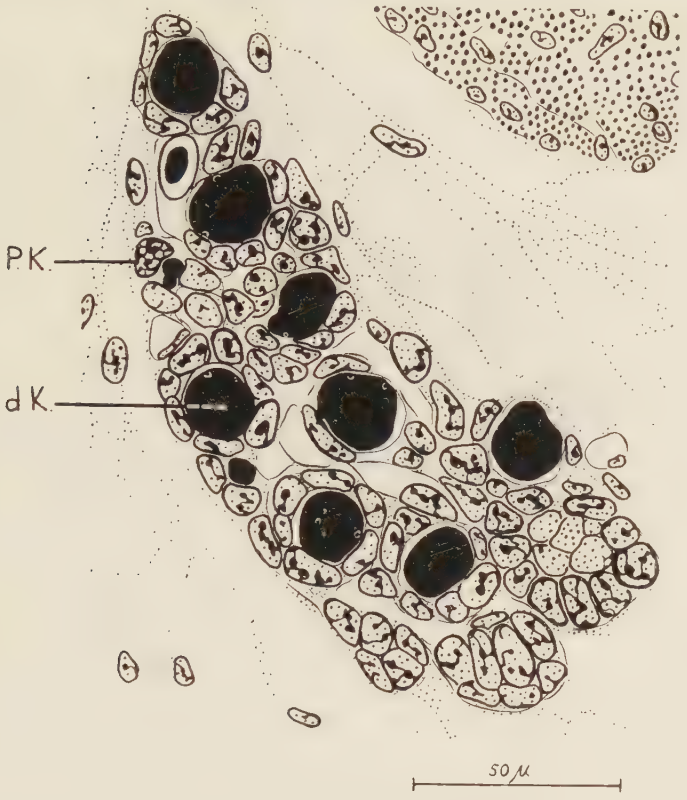


Abb. 38.

Querschnitt durch die Schilddrüse einer Sommerlarve (Typ *a*: schlank) von *S. sal.* (Weibchen vom Solling). Larvenlänge: 29,5 mm (12.VIII.1936). 8 µ, Zenker-Azan.

bei schlanken Hungerlarven; auch Larven, die ich mehrere Monate im Wasser hungern liess und die dabei Oedeme aufwiesen, zeigten ein ähnliches Verhalten der Färbbarkeit des Kolloids.

Einige Larven von E 116 brachte ich in Wasser von ca. 15° C, um auf diese Weise möglichst extreme Hungerformen zu erhalten. Da mehrere dieser Larven anfangs November starben, fixierte ich

die übrig bleibenden am 8.XI.1936. Abb. 39 gibt die Struktur der Schilddrüse einer dieser Larven wieder und stellt somit die extremste Ausbildung einer Hungerschilddrüse dar. Sie ist eine ausgesprochene Speicherschilddrüse. Die Follikel sind dicht aneinander gelagert

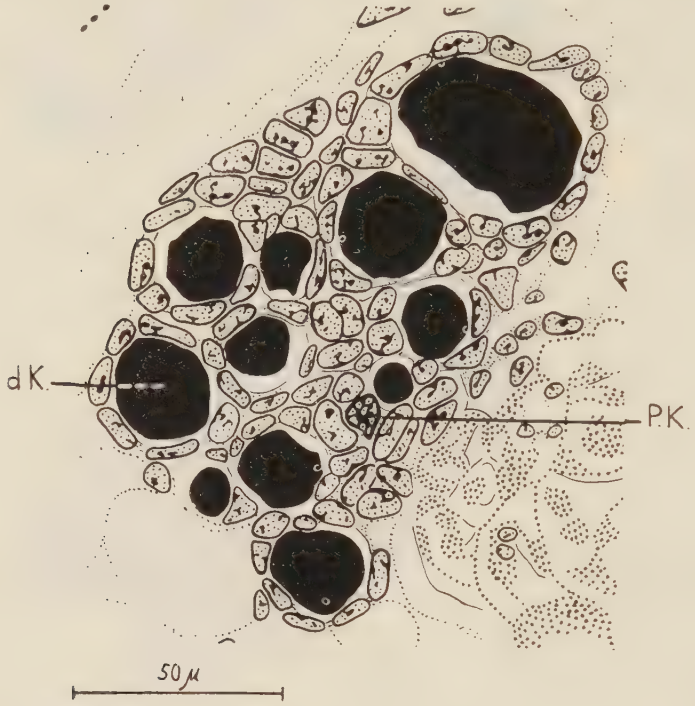


Abb. 39.

Querschnitt durch die Schilddrüse einer Sommerlarve, die vom 12.VIII. bis 8.XI.1936 in Wasser von 15° C weiterhungerte. Abbildung 39 stellt somit die extremste Ausbildung einer Hungerschilddrüse dar. Larvenlänge: 30,2 mm, 8 µ, Zenker-Azan.

und enthalten blau färbbares Kolloid. Auf den Schnitten berührt das Kolloid das Follikelepithel nur an wenigen Stellen. Kleine chromophobe Vakuolen sind mitunter anzutreffen. Das Epithel ist niedrig und ohne deutliches Plasma. Die Kerne sind vorwiegend länglich und umsäumen mit ihren Längsachsen das Follikellumen. Zellgrenzen sind höchst selten zu finden. Die Versorgung der Schilddrüse mit Erythrocyten ist gering. Pyknotische Kerne sind aber selten.

D. Die Beeinflussung der Schilddrüse der verschiedenen noch ungefütterten Larvenstadien durch Hunger und Veränderung der Temperatur (experimentelle Untersuchungen).

Die Versuchsergebnisse von HARTWIG (1936) an Salamanderlarven veranlassten mich infolge der grossen Abweichungen von meinen eigenen Untersuchungen, einige der HARTWIG'schen Experimente zu wiederholen.

HARTWIG brachte frisch dem Uterus entnommene geburtsbereite Larven des Feuersalamanders (Stadium III nach KUHN) in verschiedene Wassertemperaturen und fütterte sie mit zerschnittenen Regenwürmern oder mit geschabtem Rindfleisch. Uns interessiert besonders das Schicksal der Larven in Klasse *a* (0°—5° C) und in Klasse *f* (25°—30° C). HARTWIG konnte sowohl in Klasse *a* als auch in Klasse *f*, trotzdem die Larven Nahrung aufnahmen, kein Wachstum beobachten. Die Larven unterschieden sich im Gegenteil von den übrigen durch ihre auffallende Abmagerung (S. 565).

72 Tage nach Versuchsbeginn findet HARTWIG in den Follikeln der Schilddrüse der "Kältetiere" (0°—5° C) kein Kolloid mehr; "die Follikel sind mit einem feinmaschigen Gerinnsel gefüllt". Diesen Larven gegenüber stehen die "Hitzetiere" (25°—30° C), welche 72 Tage nach Versuchsbeginn eine Speicherschilddrüse ohne jegliche Vakuole aufweisen. HARTWIG vermutete, dass bei den Hitzetieren die Störung des Ernährungsmechanismus durch die Temperatur und als Folge davon die Reaktion der Thyreoidea durch die Hungerwirkung entstanden sein könnte. Die Nahrungsaufnahme und —verarbeitung waren aber durchaus normal, "wie man leicht beim Füttern und Wasserwechsel feststellen" konnte. Trotzdem liess HARTWIG geburtsbereite Larven in Wasser (15°—18° C nach schriftlicher Mitteilung) hungern und fixierte eine derselben 95 Tage nach Versuchsbeginn. Die andere Larve starb kurze Zeit vorher, und deshalb nimmt HARTWIG an, dass die fixierte Larve ein extremes Hungertier sei. Die Schilddrüse dieser Larve enthält viele chromophobe Vakuolen (siehe Abb. 16 bei HARTWIG S. 579), und auf Grund dieses einzelnen Befundes folgert er, dass der Speichertyp der Hitzetiere eine spezifische Wärme-

wirkung ist und durch Hunger nicht bewirkt werden kann. Hartwig konnte dann die Wärmereaktion der Schilddrüse sogar durch einen "Temperaturreiz" von bloss 72 Stunden hervorbringen. Nach der "Reizung" brachte er die Larven in Wasser von 20° C. Diese kurze Reizung bei 25°—30° C hat nicht nur eine "Hemmung des Längenwachstums, sondern sogar einen Rückgang unter das ursprüngliche Ausgangsmass" zur Folge und dies, wie Hartwig annimmt, trotz Nahrungsaufname (!). Nach einiger Zeit zeigt die Schilddrüse den gleichen Speichertyp wie bei der Dauerreizung. Gleich lange Wärmereize an Larven, die schon einige Tage in Wasser zugebracht und Nahrung aufgenommen hatten, bewirkten dagegen keine Veränderung der Schilddrüse; sie zeigte dasselbe Bild wie die der Kontrolltiere. Gleiche Versuche an "Uteruslarven" (Stadium I und II nach Kuhn) ergaben eine "statistisch gesicherte Beeinflussung durch Kurzreiz in Stadium II" (Fadenkiemenstadium). Hartwig neigt zur Ansicht, dass die auf Wärmereiz reagierenden, geburtsbereiten Larven sich in einer sensiblen Entwicklungsperiode befinden, welche wahrscheinlich zusammenhängt mit der "Aktivierung der Differenzierungsvorgänge", mit der Tendenz der "Anpassung an den Aufenthalt in Wasser" (Kuhn, 1933 Seite 17). Bei einer weiteren Versuchsserie mit verschieden langer Reizdauer (12; 24; 36; 48; 60 und 72 Stunden) verlief die Wärmereizung negativ. Sowohl die Versuchs- als auch die Kontrolltiere zeigten im Verlaufe von 65 Tagen eine auffallende Wachstumsverzögerung, die Hartwig auf die ungeeignete Nahrung (geschabtes Rindfleisch) zurückführt. Nachdem er zerstückelte Regenwürmer fütterte, begannen alle Larven ohne Ausnahme zu wachsen, und Hartwig nimmt (S. 586) an, dass im Verlaufe der gehemmten Entwicklung "offenbar auch die Wirkung des Temperaturreizes verwischt" wird (!).

Sämtliche Winterlarven, die ich aus Weibchen entnahm, welche in Temperaturen von 0°—5° C lebten, zeigten im Gegensatz zu den Kältetieren von Hartwig stets mit Kolloid gefüllte Follikel und eine grosse Zahl chromophober Vakuolen (siehe Abb. 34). Die Sommerlarven, die sich im Uterus in einem ausgesprochenen Hungerzustande befanden, hatten ebenfalls stets mit Kolloid prall gefüllte Follikel, aber nur eine geringe Zahl chromophober Vakuolen (siehe Abb. 36, 37 und 38). Die Schilddrüse befand sich im Speicherzustande und ist mit der Schilddrüse der Hitzetiere von Hartwig

zu vergleichen, obschon die Larven kaum Temperaturen von mehr als 20° C ausgesetzt gewesen waren. Diese gegenüber HARTWIG abweichenden Befunde können dadurch zu Stande kommen, dass das Muttertier einen Einfluss auf die uterinen Larven ausübt, also das Verschwinden des Kolloids in tiefen Temperaturen verhindert und die Schilddrüse der Sommerlarven in den Speicherzustand versetzt. Diese Beeinflussbarkeit des endokrinen Systems der Larven durch das Muttertier versuchte ich ihrer grossen Bedeutung wegen durch die Nachkontrolle der HARTWIG'schen Experimente zu bestätigen.

Winterlarven, welche ich verschieden lang in Wassertemperaturen von 0°—5° C hielt, besitzen in keinem Falle Schilddrüsen ohne Kolloid.

Larve 1	9.XII.1936—12.II. 1937
Larve 2	9.XII.1936—11.III.1937
Larve 3	9.XI. 1936— 5.VI. 1937
Larve 4	7.XI. 1936— 5.VI. 1937

Das Schilddrüsenbild entspricht in Bezug auf die Zahl der chromophoben Vakuolen vollkommen demjenigen der Winterlarven. Chromophobe Vakuolen sind in grosser Zahl vorhanden. Das Kolloid färbt sich bei den am wenigsten lang exponierten Larven blau, während das Kolloid der Larven 3 und 4 sich zentral violett bis rötlich färbt. Das Follikelepithel ist niedrig; Plasma ist aber mitunter noch deutlich sichtbar, und sogar Zellgrenzen können gelegentlich noch unterschieden werden. Das Kolloid macht den Eindruck der Dickflüssigkeit und gibt zusammen mit dem flachen Epithel den Zustand der Inaktivität wieder, während die chromophoben Vakuolen in voller Klarheit hervortreten und eigentlich auf die Aktivität der Schilddrüse hindeuten. Wie bei den Winterlarven muss auch hier angenommen werden, dass die chromophoben Vakuolen bildlich gesprochen von der Kälte überrascht und in ihrem Zustande im färbbaren Kolloid konserviert werden. Die Hungerwirkung in tiefen Temperaturen kann also innerhalb des untersuchten Zeitintervalls bloss das färbbare Kolloid und das Follikelepithel merklich beeinflussen, während die chromophoben Vakuolen höchst wahrscheinlich mehr oder weniger unberührt bleiben.

Hartwig fand also bei seinen Larven, die er 72 Tage in Temperaturen von 0°—5° C hielt, Schilddrüsenfollikel, welche mit einem feinmaschigen Gerinnsel gefüllt sind. Ich fand dagegen sowohl bei den uterinen Winterlarven, als auch bei Winterlarven, die sogar bis 6 Monate in Wasser von 0°—5° C zugebracht hatten, mit Kolloid gefüllte Follikel und stets chromophobe Vakuolen. Wie erklärt sich diese Verschiedenheit des Schilddrüsenzustandes ? Versuchsbedingungen und Versuchsobjekte sind in beiden Fällen die gleichen (vielleicht ungenügende Fixierung durch Hartwig oder zufälliges abnormes Verhalten der von ihm untersuchten Larven; vergleiche die von der Norm abweichende Schilddrüsenstruktur der Winterlarve aus dem Weibchen E 19, S. 502).

Den Befund Hartwig's über den Schilddrüsenzustand der Hitzetiere kann ich bestätigen. Im Gegensatz zu Hartwig fand ich aber keine Spezifität der Wärmereaktion. Hungerwirkung bei Temperaturen um 20° C hat den gleichen Einfluss. Ich finde es gewagt von Hartwig, auf Grund einer einzigen "Hungerlarve" die Schilddrüse, die noch viele chromophobe Vakuolen enthält, als "maximale Ausbildung einer Hungerschilddrüse" (S. 579) darzustellen. Die Abbildung lässt noch Plasma und Zellgrenzen im Follikelepithel erkennen, die keineswegs auf "maximalen" Hunger der Larve hindeuten. Sämtliche Larven, die ich 3 und mehr Monate (6.XI.1935—5.VI.1936) ohne Nahrung in 15°—20° C Wasser hielt, zeigen den typischen Speichertyp der Sommerlarven und der "Hitzetiere" von Hartwig. Die extremsten Hungertiere haben wie die Sommerlarven von E. 117 Oedeme oder sind mager (schlank) wie diejenigen von E. 116.

Bei 2 trächtigen Weibchen, die ich vom 30.VII.1936—11.XII.1936 bezw. 9.XII.1936—24.II.1937 im Thermoschrank bei 23°—24° C hielt, haben die Larven den Dotter vollständig resorbiert. Die Schilddrüsen befinden sich im Speicherzustande. Vereinzelte chromophobe Vakuolen sind noch sichtbar. Entsprechend der langsameren uterinen Dotterresorption (vergl. S. 432) geht die Veränderung der Schilddrüsenstruktur verglichen mit den gleichen Vorgängen an freien Larven in Wasser von derselben Temperatur in Richtung Speichertyp ebenfalls verzögert vor sich.

Den kurzfristigen "Wärmereiz" (72 Stunden in 25°—30° C) liess ich in gleicher Weise auf Herbst-, Winter-, Frühlings- und Sommerlarven wirken und verfolgte nachher in Wasser von 20° C

das Verhalten der Larven gegenüber Tubifex. Auch hier konnte ich Beobachtungen machen, die von denen HARTWIG's stark abweichen. Die Wirkungen und Folgen dieser Wärmereizung auf die Larven sind:

1. *Verhaltensänderung.*

Nach der Wärmereizung scheinen die Larven ermüdet, ermattet und sind meist Tubifex gegenüber passiv, weisen sogar öfters eine gewisse Fluchttendenz auf. Nach einigen Tagen erholen sich die Larven und reagieren auf Tubifex positiv.

2. *Schädigung des Schluckmechanismus.*

a) Oeffnen des Mundes und eigentlicher Schluckmechanismus sind gestört;

b) Mundöffnen ist möglich; doch der eigentliche Schluckmechanismus bleibt weiterhin gestört.

Embryonen im Kiemenfadenstadium, Winterlarven und geburtsbereite Larven mit noch verfügbaren Dotterenergien beheben diese Schädigungen einige Tage nach der "Reizung" und sind im Stande, wiederum Tubifex zu fressen. Anfänglich können sie nur kleine Exemplare von Tubifex schnappen; bald aber sind sie von den Kontrollarven nicht mehr zu unterscheiden. Ich hielt mehrere dieser Larven unter Kontrolle, bis sie die Umwandlung, die normal verlief, hinter sich hatten. Vorbedingung, damit sich die Larven wiederum ans Fressen gewöhnen, ist aber, dass ihnen lebende Nahrung vorgesetzt wird. Erhalten die Larven nur grosse Stücke (Regenwurmteile) oder gar unbewegliche Nahrung (geschabtes Rindfleisch), und wird letztere nicht vor der Schnauze der Larven hin und her bewegt, so kommt der Schluckmechanismus in den meisten Fällen überhaupt nicht mehr in Gang, und die Larven werden durch fortwährende Hungerwirkung immer mehr geschwächt (nach schriftlicher Mitteilung hat HARTWIG die Nahrung nicht vor der Schnauze hin und her bewegt). Sommerlarven, die sich also bereits im Hungerzustande befinden, können die für die Behebung der Schädigungen notwendigen Energien nicht mehr aufbringen und sterben schliesslich mangels Nahrung. Bei diesen Larven genügte meist eine einmalige Tubifexgabe kurz nach der

Geburt, um bei einer folgenden "Reizung" die Schädigungen auszumerzen. Der Grund, weshalb die " Reizversuche ", die HARTWIG an gefütterten Larven ausführte, stets misslangen, ist im Umstand zu suchen, dass diese Larven durch ihre vorherige Nahrungsaufnahme Energien zugeführt erhielten, welche ihnen eine vollständige Behebung der Schäden ermöglichten.

Die eigentümliche Feststellung von HARTWIG, dass seine Hitzetiere trotz Nahrungsaufnahme (!) an Länge abnehmen, erachte ich somit als abgeklärt: Die Hitzetiere erleiden Schädigungen in Temperaturen von 27°—30° C und sind dadurch nicht mehr im Stande, Nahrung aufzunehmen. Die Larven, welche HARTWIG nur kurze Zeit in erhöhter Temperatur hielt, konnten, vor allem infolge ungeeigneter Nahrung, oder vielleicht, weil er mit Sommerlarven experimentierte, keine Nahrung aufnehmen. Bei der Beurteilung der Versuche HARTWIG's macht sich besonders der Mangel einer Unterteilung des Larvenstadiums III (KUHN) geltend.

Die Annahme von HARTWIG, dass die Speicherschilddrüse eine Folge erhöhter Temperatur ist und nichts zu tun hat mit dem Hungern der Larven, konnte ich also widerlegen. Unabgeklärt bei den Versuchen von HARTWIG ist das Verhalten der Schilddrüse seiner "Kältetiere". Da meine Beobachtungen an mehreren Larven gemacht wurden und stets das gleiche von HARTWIG's Befunden abweichende Ergebnis ergaben, komme ich zu folgender Hypothese über das Verhalten der Schilddrüse bei verschiedenen Temperaturen: Speicherschilddrüse und Entwicklungshemmung der Larven sind vor allem eine Hungerwirkung. Erhöhte Temperatur kann allerdings die chromophoben Vakuolen rascher zum Verschwinden bringen. Je tiefer die Temperaturen sind, um so langsamer verschwinden die chromophoben Vakuolen, und in Temperaturen von 0°—5° C sind ihre Anzahl und ihre Grösse trotz Hunger kaum mehr zu verändern.

Für unsere Betrachtungsweise ist neben dieser Richtigstellung der Versuche HARTWIG's noch folgende aus unseren Versuchen ersichtliche Tatsache von Wichtigkeit: Das gleiche Verhalten der Winterlarven und der extrauterinen Kältelarven (solange Dotter vorhanden ist), sowie der Sommerlarven und der extrauterinen Hungerlarven (15°—20° C) zeigt in Bezug auf die Schilddrüse wiederum recht deutlich die weitgehende Unabhängigkeit der Larven von *S. sal.* vom mütterlichen Körper.

E. Die Schilddrüse vom Momente der Geburt der Larven bis nach der Umwandlung.

a) *Larvale Periode.*

Mit der Ablage der Larven ins Wasser setzt eine neue Wachstumsperiode der Schilddrüse ein. Ihre Lage bleibt allerdings während der Larvenperiode mit wenigen Ausnahmen unverändert. Bei einigen Tieren kann die Hauptmasse des Schilddrüsenkomplexes nicht mehr lateral vom M. cerato-hypobranchialis, sondern mehr lateral vom Muskelstrang M. abdomino-hyoideus — M. sterno-hyoideus liegen.

Die Follikel vergrössern sich beträchtlich durch zahlreiche mitotische Zellteilungen. Durch Verschmelzung von Primärfollikeln können ebenfalls grosse, aber unregelmässig geformte Follikel (Sekundärfollikel) entstehen. Aus embryonalen Zellen, die überall zwischen den Follikeln zerstreut liegen, bilden sich fortwährend neue Primärfollikel. Das Follikelkolloid färbt sich bei den jungen Wasserlarven vorwiegend blau. Am Rande dieses chromophilen Kolloides sind chromophobe Vakuolen anzutreffen, die aber, verglichen mit der färbbaren Kolloidmasse, einen immer geringeren Anteil des Follikellumens ausmachen. Die Epithelzellen besitzen meist kubische Gestalt, doch sind sogar zylindrische Epithelzellen nicht selten. Die Kerne passen sich weitgehend der Zellform an. Diejenigen der flachen Epithelzellen haben ihre Hauptachse in tangentialer Richtung, während die Kerne der zylindrischen Zellen meist radial gestellt sind. Die Kerne der kubischen Zellen sind vorwiegend kugelig. Alle liegen im basalen Teile der Zellen. Das Zellplasma ist feinkörnig; es wird mitunter von chromophilem oder chromophobem Material etwas verdrängt. Oefters wölbt sich die apikale Zellwand kuppelartig in das Follikellumen vor. Die Interzellulargrenzen sind besonders bei den kubischen und zylindrischen Zellen sichtbar. In dieser Periode der Vergrösserung der Follikel und ihrer Füllung mit Kolloid herrscht die zentripetale Sekretionsrichtung — Abgabe von Kolloid ins Follikellumen — vor (Aleschin, 1936). Nach 3—4 wöchigem Aufenthalt der Tiere in Wasser von 20° C besitzt die Thyreoidea eine beträchtliche Grösse. Mitosen werden seltener, und auch die Zahl der intra-

follikulären chromophoben Vakuolen nimmt ab. Das Kolloid füllt die Follikel prall aus und färbt sich vor allem in den zentralen Partien violett – rot — orange. Die Epithelzellen sind flach bis kubisch, und die Zellgrenzen sind an vielen Stellen undeutlich oder überhaupt nicht mehr sichtbar. Obschon Kolloidvakuolen keineswegs völlig fehlen (bei einigen Larven können sie sogar auffallend zahlreich sein), repräsentiert die Schilddrüse doch eher den Speichertyp. Für etwelche Abweichungen des Verhaltens der Schilddrüse während der larvalen Periode dürfte die Ernährungsintensität weitgehend verantwortlich sein.

Einige Tage vor der Praemetamorphose erhält die Schilddrüse einen neuen Impuls. Die Zahl der chromophoben Vakuolen nimmt zu, ohne dass aber in den grossen Follikeln vorerst ein merklicher Verlust an färbbarem Kolloid festgestellt werden könnte. Die Färbbarkeit des Kolloides beginnt sich zu verändern. Bei einigen Larven sind nur noch zentrale Partien des Kolloides violettrot gefärbt, und das Kolloid gibt deshalb den Eindruck der Dünnflüssigkeit. Das Kolloid der kleinsten Follikel kann sogar vollkommen blau sein. Andere Larven im gleichen Stadium besitzen dagegen noch eher dickflüssiges Kolloid. Alle Zellarten, von der ganz flachen Zelle mit tangentialem Kern bis zur typischen Zylinderzelle mit radial gestelltem Kern sind vorhanden. Den Hauptanteil bilden aber die flachen und die kubischen Zellen. Das Zellplasma ist körnig. In der apikalen Zone der grösseren Zellen liegen mitunter chromophobe Bezirke (Andersson-Vakuolen). In einzelnen dieser Zellen sind ebenfalls apikal chromophile, blau sich färbende Kolloidtröpfchen zu finden. Sie sind meist von einem hellen Hofe umgeben (Abb. 40). Die chromophoben Kolloid- oder Randvakuolen werden öfters gefunden. Die Anwesenheit von intrazellulären chromophoben Vakuolen und färbbaren Kolloidtröpfchen, sowie die Menge der Kolloid- oder Randvakuolen sind nach der Ansicht der meisten Autoren ein Massstab für die Intensität der Evakuierung des Lumenkolloides. Da, wie bereits beschrieben, diese Merkmale kurz vor der Praemetamorphose im Schilddrüsenbild auftreten, muss auf die beginnende verstärkte Ausschüttung des gespeicherten Kolloides geschlossen werden. Die zentrifugale Sekretionsrichtung — Abgabe des gespeicherten Kolloides in die Lymph- und Blutbahn — beginnt an Intensität zuzunehmen (Aleschin, 1936).

HARTWIG (1936) untersuchte das Verhalten der Schilddrüse von Larven, die er in verschiedenen Wassertemperaturen hielt. Er glaubt, den eindeutigen Nachweis einer Beeinflussung der Schilddrüsenentwicklung durch die Umgebungstemperatur erbracht zu haben. Da seine Beweisführung prinzipielle Ungenauigkeiten aufweist, gehe ich näher auf seine Versuche und Schlussfolgerungen ein. Nach HARTWIG ist nicht nur die Grösse der Schilddrüse, sondern

ABB. 40.

Ausschnitt aus der Schilddrüse einer Larve von *S. sal.* M. 140, Larvenlänge: 61 mm, ca. Stadium —25 bis —20, 9 μ, Susa-Azan. Vergr. 545-fach.

auch die Anzahl der Randvakuolen von der Aussentemperatur abhängig. Er untersuchte Larven 28, 51 und 72 Tage nach Versuchsbeginn. Larven in 15°—20° C zeigten optimales Wachstum, während Larven in höheren oder tieferen Temperaturen geringeres Wachstum aufwiesen. In Temperaturen von 25°—30° C und 0°—5° C konnte überhaupt keine Wachstumszunahme festgestellt werden (vergleiche meine diesbezüglichen Untersuchungen Seite 510). 72 Tage nach Versuchsbeginn besitzen die 15°—20° C Larven verglichen mit den übrigen Versuchstieren die grössten Schilddrüsen und die grösste Zahl von Randvakuolen. Die Schilddrüsengrösse und die Anzahl der Randvakuolen sind in höheren Temperaturen geringer, bis schliesslich bei 25°—30° C überhaupt keine Vakuolen mehr im Kolloid anzutreffen sind und die Grösse der Schilddrüse larvale Ausmasse einnimmt. Nach HARTWIG spielt

sich in tieferen Temperaturen ein ähnliches Phänomen ab. Bei den extremen "Kältetieren" (0°—5° C) verschwindet dazu noch das Lumenkolloid. Beim Vergleich dieser Schilddrüsenbilder ist aber HARTWIG ein grosser Fehler unterlaufen, indem er vollkommen ungleichwertiges Material benutzte. Die Larve mit optimalem Wachstum, welche Abb. 5*d* (HARTWIG) lieferte und den Schilddrüsenzustand nach 72 Tagen darstellen soll, stand z. B. in voller Metamorphose (ca. Stadium 0). Die Schilddrüse besitzt aus diesem Grunde eine Höchstzahl von chromophoben Vakuolen und nicht allein, weil sich die Larve in Wasser von 15°—20° C aufhielt. Auch "Larven" in höheren und tieferen Temperaturen haben in diesem Metamorphosestadium sehr viele Kolloidvakuolen. Abbildung 5*c* (HARTWIG) scheint ebenfalls von einer "Larve" zu stammen, welche sich im Momente der Fixierung in Metamorphose befand.

Nach unseren Untersuchungen vermag die Aussentemperatur wirklich den funktionellen Zustand der Schilddrüse zu beeinflussen. Die Beeinflussung betrifft vor allem die Rand- oder Kolloidvakuolen. Bei 15°—20° C ist, verglichen mit gleichen Larvenstadien in anderen Temperaturen, eine Höchstzahl vorhanden. In höheren Temperaturen ist die Anzahl geringer, während in tieferen Temperaturen die Anzahl der Randvakuolen nur wenig abnimmt oder sogar gleich bleibt. Das Verhalten der extremen Kälte- und Hitzetiere habe ich Seite 512 eingehend besprochen.

HARTWIG fand bei seinen Larven je nach der Aufzuchttemperatur eine mehr oder weniger schnelle sukzessive Zu- oder Abnahme der Kolloidvakuolen mit dem Alter der Larven. Ich untersuchte besonders eingehend die Schilddrüse von Larven, die ich in Temperaturen von ca. 20° C hielt. Die Zahl der Randvakuolen vermehrt sich mit dem Alter der Larven nicht gleichmässig. Bei jungen Wasserlarven nehmen die chromophoben Vakuolen an Zahl zu. Nach 3—4 Wochen Wasseraufenthalt macht sich eine rückläufige Tendenz bemerkbar, indem die Randvakuolen an Zahl abnehmen, um aber mit Beginn der Praemetamorphose wie nie zuvor das Schilddrüsenbild zu beherrschen. Beim Vergleich der Schilddrüsen verschiedener Larven, die sich nicht im gleichen Entwicklungsstadium befinden, muss also auf dieses Verhalten der Schilddrüse Rücksicht genommen werden; gleichaltrige Larven dürfen nicht ohne weiteres verglichen werden!

Hartwig versuchte gleichzeitig, durch die Untersuchung der dorsalen Median- und Giftdrüsen sowie der Schleim- und Giftdrüsen der Nasalregion, einen Nachweis für die funktionelle Leistung der Schilddrüse in verschiedenen Temperaturen zu erbringen. Er fand eine vollkommene Parallelität der Schilddrüsengrösse zu der Grösse dieser Drüsen. Schnittzeichnungen und Schemazeichnungen erläutern diese Verhältnisse. Ich erachte aber diese Annahme einer Abhängigkeit des "Giftdrüsenzustandes" der Larven vom funktionellen Zustand der Schilddrüse, speziell bei den untersuchten Wasserlarven, als unrichtig. Kuhn (1933) stellte zwar bei geburtsbereiten Larven nach Thyroxinzufuhr eine Entwicklungsbeschleunigung der Giftdrüsen fest. Nach Kuhn sind aber bei der Hyperthyreoidisierung von Wasserlarven "mit schon vielschichtiger Epidermis" die Median- und Giftdrüsen in ihrer Differenzierung schon so weit fortgeschritten, dass sie vom Hormonreiz nicht mehr getroffen werden (S. 24).

Nach meinen eigenen Untersuchungen hängt die Grösse der Hautdrüsen vor allem von der Wachstumsintensität der Larven ab. Die Wachstumsintensität ist aber nicht allein eine Folge des funktionellen Zustandes der Schilddrüse; denn auch schilddrüsenlose Larven entwickeln sich weiter, wenn auch langsamer. Weil das Wachstumsoptimum bei 15°—20° C liegt, besitzen solche Larven sowohl die grössten "Giftdrüsen" als auch die grössten Schilddrüsen.

Bekanntlich vermag das thyreotrope Hypophysenvorderlappenhormon den Entleerungsmechanismus der Schilddrüse in Betrieb zu setzen. Kuhn (1933) stellte sich nun die Frage, von welchem Entwicklungsmomente an die Menge des eigenen Schilddrüsenkolloides der Larven die Umwandlung bewerkstelligen könne. Er brachte durch Injektionen von Th. H. V. L. Hormon die Schilddrüsen verschiedener Larvenstadien zur Entleerung und kommt zum Ergebnis, dass 3 Wochen alte Wasserlarven bei einer Länge von etwa 3,8 cm und mit typischen Speicherschilddrüsen sich mit ihrem eigenen Schilddrüsenkolloid umwandeln können.

b) *Praemetamorphose.*

Der kurz vor der Praemetamorphose beginnende Aktivierungsprozess der Schilddrüse, wie ich ihn auf Seite 514 beschrieben habe

(siehe Abb. 40), steigert sich während der Praemetamorphose allmählich. Die Blutzufuhr der Drüsen bleibt mässig, aber Mitosen sind ziemlich zahlreich anzutreffen. Mit Beginn der Metamorphose, also auf Stadium —5, hat die Schilddrüse folgenden Zustand erreicht (Abb. 41): Die grösseren Follikel sind meist immer noch prall mit Kolloid gefüllt, während die kleinen Follikel bereits weniger Lumenkolloid enthalten. Die Färbbarkeit des Kolloides schwankt immer noch sehr stark. Bei allen Larven färbt sich aber die periphere Zone des gespeicherten Kolloides blau. Die Randvakuolen sind weiterhin zahlreicher geworden. Der Plasmagehalt der Zellen hat während der Praemetamorphose zugenommen, so dass auf Stadium —5 die Zellen vorwiegend kubische Gestalt besitzen. Die Zellgrenzen sind meist sichtbar. Chromophobe Bezirke beherrschen die Zellstruktur. Sie liegen fast immer im apikalen Teile der Zellen und sind mannigfaltig gestaltet. Oefters schmiegen sie sich bandförmig der apikal gerichteten Fläche des Zellkernes an. Intrazelluläre chromophile Kolloidtröpfchen befinden sich ebenfalls im apikalen Gebiete vieler Epithelzellen. Sie sind meist von einem hellen Hofe umgeben. Mitunter sieht man an der Peripherie dieser Kolloidtröpfchen eine oder zwei chromophobe Vakuolen. Die Versorgung der Schilddrüse mit Blut ist gegenüber den eigentlichen Praemetamorphosestadien gesteigert.

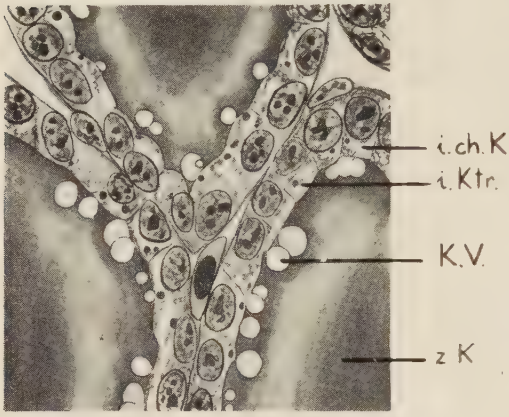


Abb. 41.

Ausschnitt aus der Schilddrüse des Praemetamorphosestadiums —5 von *S. sal.* M 23, Länge: 64 mm, Susa-Azan, 9 μ. Vergr. 545-fach.

c) *Metamorphose.*

Ungefähr mit Stadium —6 beginnt eine Beschleunigung der Kolloidentleerung der Schilddrüsenfollikel, welche ca. bis Stadium

0 unvermindert andauert. Das Follikelkolloid wird dünnflüssiger und färbt sich vorwiegend blau bis violett. Die Menge dieses gespeicherten Kolloides nimmt sukzessive ab, so dass auf Stadium 0 bis + 1 die kleinen und mittleren Follikel meist vollständig entleert sind. Die gegenüberliegenden Wände kollabieren, oder das Follikelinnere ist mit chromophoben Vakuolen angefüllt (schaumiges Aussehen). Die grösseren Follikel besitzen ebenfalls bedeutend weniger Kolloid; doch kommt es bei diesen nicht zu einer vollständigen Entleerung. Es wird schätzungsweise höchstens die Hälfte entleert. Die Anzahl der Randvakuolen hat in diesen grossen Follikeln gegenüber Stadium —5 nur wenig zugenommen. Die Kolloid- oder Randvakuolen stehen in einigen Follikeln deutlich mit den Epithelzellen in Verbindung (nach Uhlenhuth (1927): "kommunizierende Vakuolen"). Die grössten Veränderungen spielen sich (abgesehen von der Abnahme des Kolloides) innerhalb des Follikelepithels ab. Auf Stadium 0 herrschen die zylindrischen Zellen vor (Abb. 42). Das Plasma hat nämlich beträchtlich an Menge zugenommen, so dass auf Stadium 0 nicht mehr das gespeicherte Kolloid, sondern das Zellplasma im Schilddrüsenbild überwiegt. Das Plasma ist fein- bis grobkörnig. Die intrazellulären Vakuolen (Andersson —Vakuolen) haben gegenüber Stadium —5 beträchtlich abgenommen. Die noch vorhandenen Vakuolen sind unregelmässig innerhalb der Zellen verteilt. Vorwiegend im apikalen Felde des Follikelepithels liegen kleinere und grössere sich blau färbende Kolloidtröpfchen. Mitunter sind sie von einem hellen Hofe umgeben oder besitzen peripher kleine chromophobe Vakuolen (Randvakuolen). In dieser Periode der gesteigerten Abgabe von

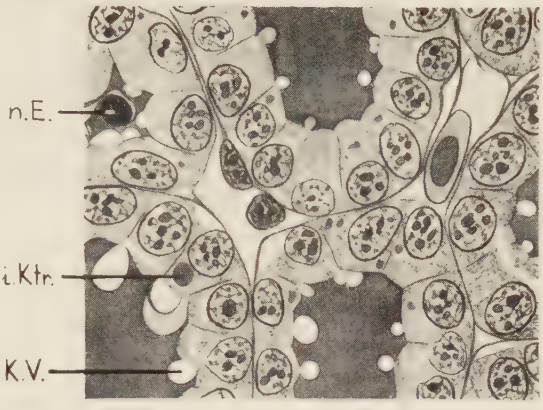


Abb. 42.

Ausschnitt aus der Schilddrüse des Metamorphosestadiums 0 von *S. sal.* M 15, Länge: 56 mm, 9 μ, Susa-Azan. Vergr. 545-fach.

Schilddrüsenkolloid nimmt die Zahl der Mitosen fortwährend ab, und auf Stadium 0 ist nur noch selten eine solche anzutreffen. Die Kerne liegen stets basal und sind meist kugelig. Die Blutzufuhr der Schilddrüse ist während dieser metamorphotischen Periode intensiv. Oefters scheint die Schilddrüsenkapsel ein Teil der Jugularvenenwandung zu sein, so dass der gesamte Blutstrom dieses Gefässes die Follikel umspült. Uhlenhuth (1927) machte die gleiche Beobachtung an *Ambystoma opacum*.

Auf Stadium 0 bis +3 sind die Zwischenräume zwischen den Follikeln meist beträchtlich, was auf die "Schrumpfung" der Follikel infolge des geringeren Kolloidgehaltes zurückzuführen ist. Die Follikel sind verschieden gestaltet. Sternformen, wie sie Uhlenhuth bei *Ambystoma opacum* als besonders typisch feststellen konnte, sind bei *S. sal.* selten anzutreffen. Höchstens grosse Follikel, welche durch Verschmelzung von Primärfollikeln entstanden sind (Sekundärfollikel) und deshalb bereits im Speicherzustande kuppenartige Vorsprünge besitzen, können bei der Entleerung dieser "Teilfollikel" sternartiges Aussehen annehmen. Bei *S. sal.* ist aber die Bildung von Sekundärfollikeln im Gegensatz zu *Ambystoma opacum* gering, so dass die Follikel meist regelmässig gestaltet sind und bei der Kolloidausschüttung ihre Form nur wenig verändern, wohl aber ihre Grösse.

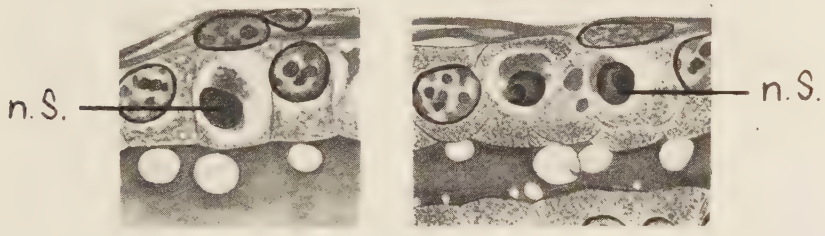
Von Stadium +1 bis Stadium +3 verändert sich die Struktur der Schilddrüse nur geringfügig. Eine weitere Abnahme des Lumenkolloides konnte ich nicht eindeutig feststellen, so dass auf eine bedeutend geringere Kolloidabgabe geschlossen werden muss. Die Zahl der intrazellulären chromophoben Vakuolen hat in einzelnen Zellen von neuem zugenommen. Besonders auffallend ist aber der grosse Reichtum des Follikelepithels an chromophilem Kolloidmaterial. Diese Kolloidtröpfchen sind von verschiedener Grösse und färben sich vorwiegend blau, selten rötlich. Sie sind meist von einer chromophoben Zone umgeben und liegen im apikalen Teile der Zellen, mitunter seitlich von den Zellkernen, selten basal. Die grösseren Tröpfchen oder Tropfen sind an der Peripherie mit chromophoben Vakuolen von verschiedener Grösse und Zahl durchsetzt, so dass gelegentlich dieses intrazelluläre chromophile Kolloid einer schaumigen Masse gleicht (Abb. 43 a und b). Wir sehen, dass sich innerhalb einiger Follikelzellen derselbe Prozess wie im Follikellumen abspielt (Vakuolisation des Kolloides).

Uhlenhuth (1927) beobachtete bei *Ambystoma opacum* ebenfalls vereinzelt kleine chromophobe Vakuolen am Rande des intrazellulären chromophilen Kolloides. Da er offenbar nur selten solche vakuolisierte Tropfen fand, schenkte er dieser Erscheinung keine

a Abb. 43 *a* und *b*. *b*

Ausschnitte aus Follikeln der Schilddrüse von *S. sal.* M 28. Metamorphosestadium +1. Länge: 66 mm, 9 μ, Zenker-Azan. Vergr. 810-fach.

weitere Bachtung. Aleschin (1936) konnte bei seinen eingehenden Untersuchungen der Schilddrüse von *Rana temporaria* auf Stadium 2 (Aleschin) besonders häufig intrazelluläre Kolloid-



a Abb. 44. *b*

Ausschnitte aus Follikeln der Schilddrüse von *S. sal.*
a) Metamorphosestadium +½ (Länge: 68 mm).
b) Metamorphosestadium +1½ (Länge: 65 mm).
9 μ, Susa-Azan. Vergr. 820-fach.

tröpfchen mit starker Vakuolisation feststellen (siehe Abb. 4: Aleschin). Bei *S. sal.* kann die Vakuolisation einzelner Kolloidtröpfchen mitunter bereits von Stadium —5 bis 0, also zur Zeit der gesteigerten Entleerung der Schilddrüsenfollikel gesehen werden. Aber erst auf Stadium +1 bis +3, also im Momente der geringeren

Kolloidabgabe, konnte ich eine besonders typische Vakuolisation des intrazellulären Kolloides feststellen.

Veränderungen im Follikelepithel lassen den Zerfall einzelner Zellen erkennen (Abb. 44a und b). Mitunter liegt nämlich inmitten einer grossen chromophoben Vakuole an Stelle des Zellkernes ein sich mit Azan homogen rot färbender Tropfen (Abb. 44 a). Dieser nukleären Substanz ist meist eine sich blau färbende Masse angelagert (chromophiles Kolloid), welche häufig durch das Vorhandensein einer mehr oder weniger grossen Zahl kleiner Vakuolen schaumigen Charakter aufweist. Oefters ist diesem nukleären Tropfen noch ein sich färberisch gleich verhaltender kleiner Tropfen aufgepfropft (Abb. 44 b). In mehreren anderen Geweben können ähnlich sich auflösende Zellen beobachtet werden. Ich konnte nicht feststellen, dass solche zerfallende Zellen ins Follikellumen abgestossen werden. Innerhalb des Lumenkolloides fand ich allerdings vereinzelt schon bei den geburtsbereiten Larven sich homogen rot färbende Tropfen, welche sich vom blauen Kolloide scharf abheben. Da sich diese Tropfen ebenfalls mit Haemalaun färben lassen, muss auf ihre nukleäre Herkunft geschlossen werden (ev. Reste von Epithelzellen oder eingeschlossene Erythrocyten). Späte Larvenstadien, Umwandlungsstadien und adulte Salamander besitzen Schilddrüsen, in deren Kolloid solche nukleären Tropfen nicht selten anzutreffen sind (siehe Abb. 42).

Mit Stadium +3 bis +4 beginnen die Follikel wieder langsam an Umfang zuzunehmen (Uhlenhuth (1927): "Wiederfüllung der Follikel"). Die intrazellulären chromophoben Vakuolen (Andersson-Vakuolen) vermehren sich. Sie befinden sich vorwiegend apikal; doch werden sie öfters auch auf der Seite der Kerne oder zwischen Kern und Basalmembran gefunden. Mitunter liegen sie sogar in interzellulären Gängen. Intrazelluläres chromophiles Kolloid ist in vielen Follikelzellen anzutreffen, die Tröpfchengrösse ist aber eher gering. Die Apikalmembran der Follikelzellen erscheint stellenweise unscharf. Auf Stadium +7 hat der Plasmagehalt der Epithelzellen bereits merklich ab-, der Kolloidgehalt beträchtlich zugenommen. Das neu gebildete Lumenkolloid färbt sich blau.

Auf Stadium +10 sind einzelne Follikel mit sich vorwiegend rot färbendem Kolloid gefüllt und besitzen nur wenige Randvakuolen. Die Färbbarkeit des Kolloides schwankt aber bei Tieren vom gleichen Stadium sehr stark. Das Follikelepithel ist kubisch

bis flach. Das Plasma ist wie bei den vorausgehenden Stadien granuliert, und chromophobe Bezirke sind immer noch zahlreich. Intrazelluläre Kolloidtröpfchen finden sich ebenfalls häufig vor. Sie färben sich blau; vakuolisierte Tröpfchen sind höchst selten. Zellgrenzen lassen sich nicht mehr überall unterscheiden (Abb. 45). Die Versorgung der Schilddrüse mit Blut ist in dieser Periode der

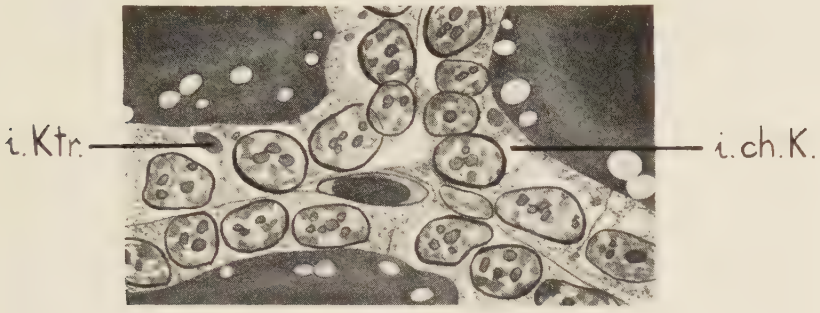


Abb. 45.

Ausschnitt aus der Schilddrüse von *S. sal.* M 11, Metamorphosestadium +10. Länge: 57 mm, 9 μ, Susa-Azan. Vergr. 815-fach.

"Wiederfüllung" fast bei allen untersuchten Tieren gut. Entgegen der Beobachtung von Kuhn (1933) S. 31: "Kolloidvakuolen fehlen in den ersten Stadien nach der Funktionsphase völlig", konnte ich bei den von mir untersuchten Salamandern stets Kolloidvakuolen feststellen.

Gegen Ende der Metamorphose kommt infolge der Atrophie des M. cerato-hypobranchialis auch der kaudale Schilddrüsenkomplex lateral vom Muskelstrang M. abdominohyoideus— M. sternohyoideus zu liegen und nimmt ovoide Gestalt an. Die Schilddrüse ist etwas nach hinten verlagert, und der kaudale Teil wird auf der Ventralseite vom anterioren Ende des Korakoidknorpels bedeckt. Erst viel später tritt die Schilddrüse mit dem M. genio-hyoideus in innige Beziehung, indem einzelne Muskelfibrillen an der Bindegewebskapsel der Schilddrüse inserieren. Genaue Angaben über die Topographie der Schilddrüse bei adulten Feuersalamandern finden sich bei Drüner (1902) und Francis (1935). Die Blutversorgung der Schilddrüse ändert sich während der Umwandlung ebenfalls nur geringfügig. Sie ist vorwiegend venös

und entstammt der V. thyreoidea advehens (Drüner). Francis (1935) hat bei seinen adulten Salamandern stets eine Gefässverbindung zwischen Carotis externa und Schilddrüse gefunden, und er nimmt an, dass die Schilddrüse durch dieses arterielle Gefäss ernährt wird. Seite 189 schreibt er "the thyroid artery — a short but fairly broad vessel which breaks up immediately within the gland into a rich network". Bei meinen adulten Salamandern aus der Gegend um Reigoldswil konnte ich selten ein solches arterielles Gefäss einwandfrei feststellen. Stets war aber die venöse "Berieselungsanlage" der Schilddrüse gut sichtbar.

Das Verhalten der Schilddrüse der Urodelen während ihrer Umwandlung ist besonders eingehend von Uhlenhuth (1927): *Ambystoma opacum* und Grant (1931/1932): *Ambystoma opacum* und *Ambystoma jeffersonianum*, untersucht worden. Hirsch (1928-1929): *Triton taeniatus*, und Kuhn (1933): *Salamandra salamandra* L. geben bloss oberflächliche Beschreibungen. — Auf einige im Vergleich zu *S. sal.* gleich oder anders lautende Befunde bin ich bereits eingetreten. — Entsprechend dem verschiedenen Tempo des Metamorphoseablaufes bei den einzelnen Arten schwankt auch das Zeitintervall, welches vom Beginn der Aktivierung der Schilddrüse bis zur maximalen Leistungsfähigkeit verstreicht. Uhlenhuth spricht bei den von ihm untersuchten Tieren vom "eruptiven" Charakter der Kolloidentleerung. Bei *Ambystoma opacum* erreicht das Schilddrüsenepithel innerhalb von 24 Stunden den optimalen Sekretionszustand, und die Follikel werden meist vollständig entleert. Grant, welche ebenfalls *Ambystoma opacum* untersuchte, konnte diese eruptive Art der Kolloidentleerung nicht bestätigen; sie fand eine allmähliche Aktivierung, die während der "initial period" beginnt und zur Zeit der 1. Häutung ihren Maximalwert erreicht. Die Follikel entleeren sich nur teilweise. *Ambystoma opacum* scheint also einen grossen Schwankungsbereich im Ablaufe der Aktivierungsprozesse aufzuweisen. *S. sal.* weist dem gegenüber ein dem zeitlich harmonischen Ablaufe der Umwandlungsmerkmale entsprechendes gleiches Verhalten der Schilddrüse auf. Ungefähr 8 Tage vor der Praemetamorphose wird die Schilddrüse aktiviert. Bis zur Praemetamorphose und während derselben steigert sich die Kolloidabgabe allmählich, ohne dass aber die grösseren Follikel merklich an Lumenkolloid einbüssen. Die eigentliche Ausschüttung des Schilddrüsenkolloides hat also

während dieser Periode noch gar nicht richtig eingesetzt. Dies wird auch die Ursache sein, weshalb die Tiere während der Praemetamorphose nur geringe Veränderungen erfahren. Erst mit Beginn der Metamorphose (Stad. —6 bis—5) bis zu Stadium 0 bis +1, also innerhalb ca. 6 Tagen, nimmt das Follikelkolloid merklich ab. Eine vollständige Kolloidentleerung konnte ich bei keinem untersuchten Tiere feststellen. Stets bleibt in den grösseren Follikeln ein kleinerer oder grösserer Teil des Kolloides zurück. In dieser Beziehung entsprechen meine Befunde bei *S. sal.* eher denjenigen von Grant an *Ambystoma opacum* und *jeffersonianum*. Auf Stadium +3 oder +4 beginnen sich die Follikel wiederum mit Kolloid anzufüllen, und mit Beginn der Postmetamorphose (ca. Stad. +11) sind die meisten Follikel gefüllt.

Aleschin (1936) fand bei *Rana temporaria* ebenfalls eine allmähliche Aktivierung der Schilddrüse, welche schon "um die Mitte des larvalen Lebens" (S. 29) beginnt. Die maximale Kolloidausschüttung findet auf Stadium 2 (Aleschin) statt, zu Beginn der Metamorphose, im Momente, in dem "die einzige metamorphische Erscheinung der Beginn der Kiemenresorption und das verstärkte Wachstum der Vorderextremitäten" ist. (Die vorderen Extremitäten sind noch nicht aus den Kiementaschen herausgetreten). Während der Resorption des Schwanzes füllen sich die Follikel bereits wieder mit Kolloid.

Uhlenhuth, Grant und Aleschin sind sich darüber einig, dass das Lumenkolloid entweder kurz vor Beginn oder zu Beginn der Metamorphose entleert wird, und dass sich die Follikel noch während der Metamorphose füllen oder zu füllen beginnen. Das Verhalten der Schilddrüse bei *S. sal.* entspricht diesen Befunden. Besonders Aleschin (1935) hat darauf hingewiesen, dass die Schilddrüse an den grossen Resorptionsprozessen meist nicht mehr aktiv beteiligt ist.

d) *Postmetamorphose.*

Der Zustand der Schilddrüse verändert sich während der ersten Tage der Postmetamorphose nur geringfügig. Die Struktur des Follikelepithels bleibt im Grossen und Ganzen gleich. Die Follikel füllen sich aber weiterhin mit Kolloid. Der junge Salamander M 8 auf Stadium +22, der sich gerade gehäutet hat, zeigt z. B. folgendes Schilddrüsenbild: Die Follikel sind prall mit Kolloid von vorwiegend

blauer Färbbarkeit gefüllt. Randständig sind überall chromophobe Vakuolen anzutreffen. Eine vermehrte Zahl chromophober Vakuolen in einzelnen Follikeln lässt auf die verschieden starke Aktivität der Follikel schliessen. Das Follikelepithel ist meist kubisch. Intrazelluläre chromophobe Bezirke sowie chromophile Kolloidtröpfchen sind häufig. Die Mehrzahl der Follikel scheint sich im Speicherzustande zu befinden. Der teilweise aktive Zustand einzelner Follikel könnte mit der Häutung im Zusammenhange stehen. Spezielle Untersuchungen über das Verhalten der Schilddrüse während der Häutung machte ich nicht; denn bei der schnellen Folge der Häutungen in dieser Lebensperiode müsste eine grosse Zahl von Tieren verwertet werden, um die individuellen Schwankungen der Schilddrüsen bei den einzelnen Tieren auszuschalten. Eggert (1935) fand bei Eidechsen Beziehungen zwischen dem Zustande der Schilddrüse und dem der Haut. Neuerdings konnte Meisenheimer (1936) bei *Rana temporaria* ebenfalls eine Beziehung der Schilddrüse zur Häutung feststellen: "Sie äussert sich darin, dass einige Zeit vor der Häutung die Schilddrüse ihre Tätigkeit allmählich herabsetzt, um während der Häutung fast völlig funktionslos zu sein. Nach der Häutung erreicht die Schilddrüse bald wieder ihre hohe Aktivität" (S. 296).

Bei den Larven von *S. sal.* kann jederzeit durch Verfütterung von Schilddrüsensubstanz oder durch Injektion von Thyroxin (Kuhn 1933), verbunden mit der Umwandlung dieser Larven, die Verhornung der Epidermis bewirkt werden. Die Verhornungsintensität ist weitgehend proportional der zugeführten Hormonmenge. Die ausgewachsenen Salamander, denen ich thyreotropes Hypophysenvorderlappenhormon (Schering und Kahlbaum A.G. Berlin) oder Elityran (I.G. Farbenindustrie) injizierte, zeigten gegenüber den Kontrolltieren eine vermehrte Anzahl von Häutungen. Es besteht also auch bei *S. sal.* eine Beziehung zwischen Schilddrüsenhormon und Häutung. Interessant ist das Verhalten der Schilddrüse während der Umwandlung in Bezug auf die Zahl der Häutungen. Erst zur Zeit der grössten Aktivität der Schilddrüse (Stad. 0) wird zum ersten Male die verhornte obere Hautschicht abgestreift. Auf Stadium +1 bis +3 nimmt aber die Kolloidentleerung bereits wieder ab, und in den folgenden Tagen herrscht die zentripetale Sekretionsrichtung vor mit einer bestimmt nur geringen Kolloidabgabe an den Körper. Trotzdem folgen bis

Stadium +10 3 weitere Häutungen (Metamorphosehäutungen: siehe S. 468). Das Häutungsintervall nimmt nun bis Stadium +20 bis +25 sukzessive zu, um dann von diesen Stadien an ungefähr gleich zu bleiben (5—8 Tage), gleichgültig ob die Salamander noch einige Zeit ohne Nahrung gelassen werden. Ein 1½ jähriger Salamander meiner Zuchten streift immer noch jede Woche seine verhornte obere Hautschicht ab.

Als Folge der Injektionen mit thyreotropem H. V. L. Hormon oder mit Elityran konnte ich bei adulten Feuersalamandern nach kürzerer oder längerer Zeit "Stelzenstellung" beobachten. Die Vorder- und die Hinterbeine stellten sich senkrecht nach unten, so dass der Rumpf einen deutlichen Abstand von der Unterlage aufwies. Der Schwanz konnte ebenfalls von der Unterlage gehoben werden und sich leicht einringeln. Dieses Verhalten wird in der Tierpsychologie mit Stelzenstellung bezeichnet. Eine parallele Erscheinung findet während der Metamorphose zur Zeit der 1. Häutung statt. Vor dieser Periode vermögen die Tiere, wenn sie an Land gebracht werden, sich nur mühsam vorwärts zu bewegen. Fast "nach jedem Schritt" fallen sie mit dem Körper auf die Unterlage, denn die Beine sind noch zu schwach um denselben längere Zeit zu tragen. Schon aus diesem Grunde können die "Larven" vor der 1. Häutung das Wasser normalerweise kaum verlassen. Bekanntlich hängen die Skelettentwicklung und die Verknöcherungsprozesse in hohem Grade vom Schilddrüsenhormon ab. Die gesteigerte Kolloidabgabe zu Beginn der Metamorphose hat wahrscheinlich eine Erstarkung des Skelettes zur Folge, so dass bereits von Stadium 0 an die Tiere im Stande sind, ihren Rumpf mit Hilfe der Gliedmassen von der Unterlage zu heben. Die Gewichtsabnahme der Tiere in dieser Periode trägt natürlich ebenfalls hiezu bei. Die Stelzenstellung der adulten Salamander nach Hyperthyreoidisation könnte also nicht allein als Folge nervöser Einwirkung, sondern auch als Folge der Erstarkung der Gliedmassen zu denken sein.

Das Verhalten der Schilddrüse der Postmetamorphosestadien bei fortgesetztem Hunger interessierte mich besonders im Vergleich mit den entsprechenden Hungerversuchen an geburtsbereiten Larven (siehe S. 507). Den jungen Feuersalamander M 71 tötete ich 119 Tage nach der 1. Häutung (Stad. + 119). Das Tier hatte eine Länge von 56 mm und war vollkommen abgemagert. Trotz

Hunger häutete es sich immer noch ungefähr alle 8 Tage. Die "Aufzuchttemperatur" schwankte um 20° C. Die Schilddrüse zeigt folgenden Zustand (Abb. 46): Die Follikel sind prall mit sich vorwiegend rot färbendem Kolloid gefüllt. Nur peripher befindet sich eine schmale, sich blau färbende Zone. Die Färbbarkeit innerhalb der Peripherie des Lumenkolloides ist aber nicht einheitlich, so dass auf eine unregelmässige Konsistenz geschlossen werden muss. Kolloidvakuolen werden spärlich angetroffen, und fast immer erscheinen sie im Schnittbilde bläulich. Das Follikelepithel ist flach, und Zellgrenzen sind höchst selten sichtbar. Der Gehalt der Zellen an Plasma ist gering, meist liegt an dessen Stelle fein- oder grobkörniges chromophiles Material. Die chromophobe Zone zwischen Epithelzelle und Lumenkolloid ist wahrscheinlich auf die Schrumpfung des Kolloides zurückzuführen. Die Apikalmembran der Follikelzellen zeigt infolge des wahrscheinlich durch die Fixierung hervorgerufenen Zurückweichens des Lumenkolloides Risse. Die Schilddrüse repräsentiert den eigentlichen Speicherzustand. Er ist charakterisiert durch dickflüssiges Kolloid, durch fast völliges Fehlen von Kolloidvakuolen und durch flaches Follikelepithel, dessen Plasmagehalt verschwindend klein ist. Wir finden also eine vollständige Parallelität zum Zustande der Schilddrüse der Hungerlarven.

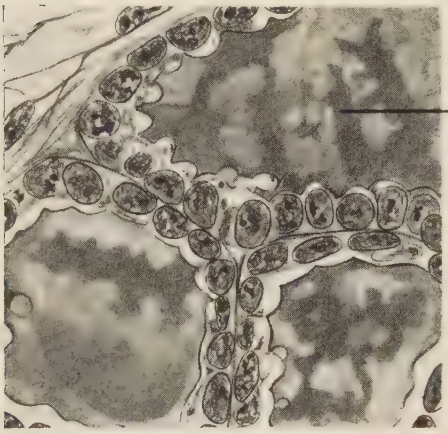


Abb. 46.
Ausschnitt aus der Schilddrüse von *S. sal.* M 71, Postmetamorphosestadium + 119 (Hunger). Länge: 56 mm, 9 μ, Zenker-Azan. Vergr. 545-fach.

e) *Das Verhalten der akzessorischen Schilddrüsen während der Umwandlung.*

Fast alle Tiere, die ich während der Umwandlung untersuchte, besassen akzessorische Schilddrüsen, die je nach ihrer Ontogenese

(Typ I oder Typ II, siehe S. 494) eine verschiedene Lage zeigten. Die Follikelzahl schwankte zwischen 3 und 15. Bei den meisten Stadien konnte ich synchrones Verhalten der akzessorischen Schilddrüsen mit den beiden Hauptdrüsen feststellen. Die Follikel entleerten sich aber selten so stark wie diejenigen der eigentlichen Drüsen. Gelegentlich verblieben sie überhaupt im Speicherzustande, so dass auf Grund ihrer Struktur keineswegs die Umwandlungsperiode des betreffenden Tieres geahnt werden konnte. M 28 auf Stadium +1 hatte z.B. neben einer etwa 15 Follikel umfassenden akzessorischen Schilddrüse (Typ I), welche synchrones Verhalten zeigte, noch eine bloss aus 3 Follikeln bestehende akzessorische Schilddrüse (Typ II), die sich aber vollkommen im Speicherzustande befand. In ihrer Nähe lagen keine Blutgefässe, so dass wahrscheinlich der Impuls zur Aktivierung der Schilddrüse (Hypophysenvorderlappen-Hormon) nicht zu diesen Follikeln gelangen konnte.

Nach Kuhn (1925) gilt für die akzessorischen Schilddrüsen bei den Tritonen die Regel, dass sie einige Zeit nach der Metamorphose atrophieren, "indem die Drüsenbläschen immer grösser werden und schliesslich platzen" (S. 493). Ich fand noch bei den ältesten von mir untersuchten Salamandern (4—5 Wochen nach der Metamorphose) akzessorische Schilddrüsen, und es ist nicht ausgeschlossen, dass sie noch längere Zeit nach der Umwandlung erhalten bleiben.

F. Der Vorgang der Kolloidentleerung.

So klar eigentlich die histologische Struktur der Schilddrüse ist, so unklar sind die Vorgänge der Kolloidentleerung. Die meisten Autoren, die sich mit der Schilddrüse näher befassten, versuchten auf Grund der histologischen Bilder den Schleier, der über diesen Prozessen liegt, zu lüften. Die Veränderung der Färbbarkeit des gespeicherten Kolloides von rot zu blau, das Auftreten von chromophoben Vakuolen (Rand- oder Kolloidvakuolen) am Rande dieses Kolloides, die bedeutende Vergrösserung der Follikelzellen und mit ihr einhergehend das Erscheinen von intrazellulären chromophoben Vakuolen (Andersson-Vakuolen) und chromophilen Kolloidtröpfchen zur Zeit der Ausschüttung des gestauten Kolloides, gaben Anlass zur Aufstellung aller möglichen Hypothesen über den Ent-

leerungsvorgang der Schilddrüse. Ich verzichte darauf, auf alle diese Möglichkeiten einzutreten; denn erstens sind einige als überholt zu betrachten und zweitens wurde in allerneuester Zeit diesen Problemen durch v. Hagen (1936) und Aleschin (1935 und 1936) erneute Aufmerksamkeit geschenkt. In beiden Arbeiten ist die diesbezügliche Literatur eingehend besprochen und nach verschiedenen Gesichtspunkten zusammengestellt. Sowohl v. Hagen (Untersuchungen an der Schilddrüse von *Anguilla vulgaris*) als auch Aleschin (Untersuchungen an der Schilddrüse von *Rana temporaria* L.) kommen zu neuen Ergebnissen, die allerdings in mehreren Punkten mit denen früherer Forscher übereinstimmen. Die Vorstellungen der beiden Autoren über den Entleerungsvorgang der Schilddrüse weichen aber grundsätzlich voneinander ab, obschon kaum anzunehmen ist, dass bei *Anguilla vulgaris* und *Rana temporaria* bei ungefähr gleichen Schilddrüsenstrukturen solche Unterschiede in der Bedeutung der einzelnen Strukturelemente und in der Entleerungsart des Kolloides möglich sind.

Nach der Ansicht von v. Hagen (1936) bilden die Follikelzellen zwei verschiedene Kolloide:

1. Das chromophile Kolloid. Dieses erscheint zuerst als azidophile Substanz am Apex der Follikelzellen und diffundiert durch die Scheitelwand in das Follikellumen. Die Bildung des intrazellulären Kolloides (chromophile Kolloidtröpfchen) ist eine Folge der Zellermüdung. Die Kolloidtröpfchen werden nicht direkt ins Lumen sezerniert.

2. Das chromophobe Kolloid. Dieses wird besonders zur Zeit der gesteigerten Evakuierung des gespeicherten Kolloides innerhalb der Follikelzellen (an der Basis der Zellen) gebildet und ist nicht färbbar. In Form von chromophoben Vakuolen (Andersson-Vakuolen) wird dieses Kolloid sichtbar. Es wird dann ins Follikellumen ausgeschieden, und die Kolloid- oder Randvakuolen sind nichts anderes als diese zweite Kolloidart. v. Hagen schreibt, dass es ihm gelungen sei, das chromophobe Kolloid zu färben, und er stellt die Bekanntgabe dieser Färbmethode in Aussicht [1]. Unter dem Einfluss

[1] Nach Abschluss dieser Arbeit ist die Publikation erschienen: Fr. von Hagen, 1938, *Das chromophile und chromophobe Kolloid im Sekretions- und Resorptionsprozess der normalen und gestörten Schilddrüsenfunktion.* Zoolog. Jahrbücher, Abt. f. Anatomie und Ontogenie der Tiere, S. 87-130. — Von Hagen kommt bei der Untersuchung verschiedener Säugerschilddrüsen u. a.

des chromophoben Kolloides wird das chromophile Kolloid in die dünnflüssige Phase überführt (es wird azidophil und färbt sich mit Azan blau) und verlässt in diesem Zustande das Follikellumen durch die Interzellulärspalten. Zu der Annahme dieser Entleerungsart kommt v. Hagen vor allem auf Grund des Drüsenbildes bei einem ausgewachsenen Aal (v. Hagen: Fig. 19). Bereits früher fanden Huerthle (1894) beim Hund und Vrtel (1931) bei Selachiern die interzelluläre Entleerung des Lumenkolloides.

Grant (1930/1931), Severinghaus (1933), Aleschin (1935 u. 1936) u.a. versuchten auf experimentellem Wege den Vorgängen in der Schilddrüse näher zu kommen, indem sie ihren Versuchstieren thyreotropes Hormon des Hypophysenvorderlappens injizierten. Dieses Hormon hat bekanntlich eine besonders intensive Kolloidentleerung zur Folge, wie sie während der Metamorphose nie erreicht wird. Die für die Metamorphose typischen Veränderungen der Schilddrüse treten stärker in Erscheinung und geben ein übersichtlicheres Bild der Kolloidentleerung. Alle diese Autoren konnten bei den von ihnen untersuchten Tieren (Amphibien, Vögel und Säugetiere) keine interzelluläre Kolloidentleerung feststellen, und sie nehmen deshalb eine transzelluläre an.

Aleschin (1936) hat von allen Autoren am eingehendsten die Vorgänge der Schilddrüse *(Rana temporaria)* untersucht. Er gelangt zu folgender Vorstellung: Bei der Schilddrüsentätigkeit müssen 2 Phasen unterschieden werden:

1. Die Phase der Ausarbeitung und der Ansammlung des Kolloides (zentripetal gerichtete Sekretionsphase).

2. Die Phase der Entleerung des angesammelten Kolloides (zentrifugal gerichtete Sekretionsphase).

---

zum Schluss, dass die Follikelzellen das chromophile Kolloid im basophilen Zustand ins Follikellumen abscheiden. Dieser Befund widerspricht meinen Untersuchungen bei *S. sal.* Bei dieser Form konnte basophiles Kolloid erst bei den „Sommerlarven" und bei den eigentlichen Wasserlarven festgestellt werden. Ich bin deshalb der Ansicht, dass wenigstens bei *S. sal.* das chromophile Kolloid im dünnflüssigen, azidophilen Zustande ins Follikellumen abgegeben wird und früher oder später in den dickflüssigen, basophilen Zustand übergehen kann.

Neuerdings beschäftigt sich Kitty Ponse ebenfalls mit dem „Mechanismus" der Schilddrüsenexkretion: *Histophysiologie de l'activation thyroïdienne*, Revue Suisse de Zoologie, Tome 45, 1938, S. 441-449. — Sie kommt zur höchst merkwürdigen und einzig dastehenden Feststellung, dass das Lumenkolloid durch Ausstreckung von Pseudopodien der Epithelzellen phagozytiert und am basalen Pole in chromophober Form abgegeben wird.

Gewöhnlich verlaufen beide Phasen gleichzeitig; doch bei der Metamorphose ist die zentrifugale Sekretionsrichtung praevalent. Die Follikelzellen produzieren nur eine Art von Kolloid, nämlich das chromophile. Dieses wird innerhalb der Zellen bis zu einer gewissen Stufe aufgebaut und dann in das Follikellumen ausgeschieden, wo "offenbar" unter dem Einflusse von Fermenten, welche von den gleichen Zellen ausgeschieden werden, die Synthese des Kolloides erfolgt. "Möglicherweise tritt eine Synthese des Kolloides schon in der Zelle ein; aber in jedem Falle wird dabei ein hoch disperser Stoff erzielt" (S. 46). Durch Speicherung des Kolloides kann es sich mit Azan rot-orange färben. Damit die Entleerung des gestauten Kolloides vor sich gehen kann, werden von den Follikelzellen wiederum Fermente ins Follikellumen ausgeschieden, die das chromophile Kolloid auflösen. Als Folge davon erscheinen am Rande dieses Kolloides Resorptionsvakuolen (identisch mit den chromophoben Rand- oder Kolloidvakuolen). Das aufgelöste Kolloid diffundiert durch die Apikalmembran der Epithelzellen, wobei chromophobe Vakuolen im Zellplasma sichtbar werden. Anfänglich erscheinen kleine apikale Vakuolen, welche allmählich basal wandern und an Grösse zunehmen und sich mitunter in die Interzellulargänge ergiessen. Bei ruhiger Tätigkeit der Schilddrüse, wenn nur wenig Kolloid abgegeben wird, entmischt sich das aufgelöste Kolloid in den Zellen nicht, und es kommt zu keiner Vakuolisation. Nach Aleschin sind also die "Andersson-Vakuolen" keine zweite Kolloidart, sondern die chromophobe Phase des chromophilen Kolloides. In diesem Zustande diffundiert dann das Kolloid durch die Basalmembran in die Blut- oder Lymphbahnen. Aleschin fand die Interzellularspalten stets apikal mit einer Kittleiste versehen, so dass das Kolloid unmöglich direkt in diese Gänge eintreten kann. Das gespeicherte Follikelkolloid kann auf zwei Arten transzellulär den Follikel verlassen: 1. Follikellumen — Follikelzellen — Blut- oder Lymphbahnen. 2. Follikellumen — Follikelzellen — Interzellularräume — Blut- oder Lymphbahnen. Die intrazellulären Kolloidtröpfchen, die während der Periode der gesteigerten Kolloidabgabe auftreten, werden aus den Stoffen synthetisiert, die sonst ins Follikellumen treten und dort als chromophiles Kolloid sichtbar werden. Durch die Aenderung der Sekretionsrichtung werden aber diese Stoffe gehindert, ins Follikellumen zu diffundieren. Diese Kolloidtropfen lösen sich

dann vorwiegend im basalen Teile der Zellen auf, "wobei ihre Auflösung ganz genau das Bild der Auflösung des intrafollikulären Kolloides wiederholt" (S. 51). Nach ALESCHIN ist also die Bildung des intrazellulären Kolloides nicht eine Folge der Zellermüdung.

Wie verhalten sich nun die Hypothese v. HAGEN's und diejenige ALESCHIN's zu meinen Untersuchungen an der Schilddrüse von *Salamandra salamandra* L. ? Auf Grund von sorgfältigen Beobachtungen komme ich zu Vorstellungen über den Sekretionsvorgang

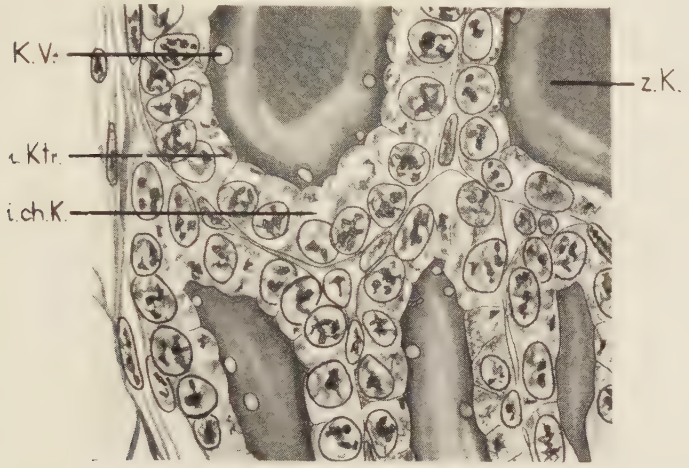


ABB. 47.

Ausschnitt aus der Schilddrüse von *S. sal.* M 25, Praemetamorphosestadium —9 oder —8. Länge: 60,5 mm, 9 μ, Susa-Azan. Vergr. 545-fach.

wie sie ALESCHIN (1936) vertritt. Die Vorgänge innerhalb der Epithelzellen kann ich in einzelnen Punkten noch klarer fassen. Nach den Beobachtungen von UHLENHUTH (1927) treten bei *Ambystoma opacum* die "Andersson-Vakuolen" zuerst an der Basis und nicht am Apex der Follikelzellen auf; sie werden gegen die Apikalmembran immer grösser und gelangen schliesslich ins Follikellumen. Dieser Befund lässt sich nicht ohne weiteres mit der Hypothese von ALESCHIN in Einklang bringen. Das Schilddrüsenbild von M 25 (Praemetamorphosestadium —9 oder —8) brachte mich zur Klärung dieser Gegensätze (Abb. 47): Die Schilddrüsenfollikel bei diesem in der Praemetamorphose sich befindenden Tiere sind prall mit Kolloid gefüllt. Die Hauptmasse des Kolloides

färbt sich rot, bloss die periphere Zone ist blau gefärbt. Randständig liegen vereinzelt kleine chromophobe Vakuolen. Meist grenzen sie nicht mehr ans Follikelepithel, sondern sind ringsherum von dickflüssigem Kolloid umgeben. Diesem vollkommen inaktiven Verhalten des Lumenkolloides steht eine gesteigerte Aktivität der Epithelzellen gegenüber. Die Follikelzellen sind sogar beträchtlich grösser als auf Stadium —5 (vergleiche Abb. 41). Sie besitzen kubische oder zylindrische Gestalt. Das Plasma hat durch die grosse Anzahl chromophober Bezirke schaumiges Aussehen. Die Hauptmenge liegt apikal; öfters befinden sich aber auch chromophobe Zonen seitlich der Kerne oder zwischen Kern und Basalmembran. Fast in jeder Follikelzelle liegt unregelmässig geformtes chromophiles Kolloid. Diese Kolloidbrocken sind selten von einem hellen Hofe umgeben. Die Schilddrüse zeigt also, verglichen mit entsprechenden normalen Stadien, ein vollkommen anormales Verhalten. Das Epithel weist gesteigerte Aktivität auf, während der Follikelinhalt den extremen Speicherzustand repräsentiert. Da sich diese Larve in der Praemetamorphose befand, muss ein erhöhter Gehalt des Körpers an Schilddrüsenhormon angenommen werden. Dieses Schilddrüsenkolloid kann aber nur aus den Epithelzellen stammen. Die Follikelzellen sind also im Stande, direkt in die Blut- oder Lymphbahnen zu sezernieren. Severinghaus (1933) u. a. sind ebenfalls der Ansicht, dass die Epithelzellen auch direkt nach aussen Kolloid abgeben können. Wir sehen an unserem Beispiele besonders schön, wie ausserordentlich schwierig die Beurteilung der jeweiligen Kolloidabgabe an den Körper ist. Die Zahl der Resorptionsvakuolen im Lumenkolloid kann allein über die zusätzliche Abgabe von Kolloid aussagen, nicht aber über die eigentliche Kolloidlieferung der Schilddrüse.

Bekanntlich ist die Schilddrüse der Hypophyse untergeordnet. Zur Zeit der Umwandlung erhält sie vom Hypophysenvorderlappen einen Impuls, der sie zur gesteigerten Entleerung ihres Kolloides veranlasst. Von dieser Stimulierung werden nun nicht allein die Entleerungsvorgänge betroffen, sondern die Follikelzellen werden gleichzeitig zur vermehrten Kolloidproduktion angeregt. Der diesen Impuls verursachende Faktor gelangt durch die Basalmembran in die Follikelzellen und aktiviert ebenfalls die Auflösungsfermente. Diese Fermente lösen das chromophile Kolloid bereits innerhalb der Zellen in statu nascendi auf; es entmischt

sich vom Zellplasma und vakuolisiert dasselbe. Da sich der Kern der Follikelzellen stets basal befindet und deshalb die Hauptplasmamenge im Apex der Zellen liegt, ist es leicht verständlich, weshalb sich im apikalen Teile der Zellen meist die grössten "Andersson-Vakuolen" bilden können. Wie die Schilddrüse von M 25 zeigt, kann die Vakuolisation der Follikelzellen unabhängig von der Vakuolisation des Lumenkolloides auftreten. Das aufgelöste Zellkolloid verlässt durch die Basalmembran oder via Interzellularspalten das Epithel. Diese einseitige Kolloidabgabe ohne Mithilfe des gespeicherten Kolloides ermöglichte den Beginn der Umwandlung der Larve M 25. Der Kolloidproduktion der Zellen sind aber Grenzen gesetzt, so dass der Körpergehalt an Schilddrüsenhormon einen gewissen Wert nicht übersteigen kann. Dies wird wahrscheinlich der Grund sein, weshalb gelegentlich Larven innerhalb der Praemetamorphose längere Zeit verweilen. Damit nämlich die Metamorphose normal abläuft, muss sich das Schilddrüseninkret im Organismus bis zu einer gewissen Schwellenkonzentration anhäufen (Aleschin 1935). Diese Konzentration wird aber nur unter der Mithilfe des gespeicherten Kolloides erreicht. Die Bedeutung des gestapelten Kolloides wird uns bei diesem Falle besonders klar. Meist gelangen die Fermente sofort durch die Apikalmembran an die Peripherie des Lumenkolloides und lösen es auf. Vorerst wird das chromophile Kolloid, wenn es dickflüssig ist, in den dünnflüssigen Zustand übergeführt, so dass es sich mit Azan blau färbt. Erst aus der dünnflüssigen Phase des Kolloides entsteht die chromophobe "transportfähige" Phase. v. Hagen machte bei *Anguilla vulgaris* ebenfalls die Beobachtung, dass sich in der Nähe der Kolloidvakuolen immer nur dünnflüssiges Kolloid befindet. Er schreibt deshalb seinem chromophoben Kolloide die Fähigkeit zu, das dickflüssige Kolloid in dünnflüssiges umzuwandeln. Nach v. Hagen verlässt aber dann bereits dieses dünnflüssige Kolloid interzellulär den Follikel. Beim Vergleich der Follikel der von mir untersuchten Schilddrüsen machte ich die Beobachtung, dass kleine, also junge Follikel verhältnismässig am meisten intrafollikuläre Resorptionsvakuolen enthalten. Bei diesen jungen Zellen ist wahrscheinlich die Durchlässigkeit der Apikalmembran für die Fermente am grössten. Grosse, eigentliche Speicherfollikel besitzen öfters auch zur Zeit

der höchsten Aktivität der Schilddrüse nur eine geringe Zahl Resorptionsvakuolen, und es wird aus ihnen nur wenig Kolloid evakuiert.

Die Entmischung der chromophoben Phase des Kolloides vom Zellplasma scheint eine Folge des ungenügenden Abflusses zu sein. Wenn die Fermente aktiviert werden, bilden sich grosse Mengen chromophoben Kolloides. Anfänglich kann der "Ausführungsmechanismus" mit dieser erhöhten Produktion von transportfähigem Kolloid nicht Schritt halten, und es kommt zur Entmischung, d.h. zur Stauung dieses Kolloides innerhalb der Follikelzellen. Auf Stadium −1 bis 0 ist der Ausgleich hergestellt, und das Plasma ist wiederum in den meisten Zellen gleichmässig körnig. Bereits auf Stadium +3 bis +4 nimmt die Durchlässigkeit der Basalmembran ab; die zentripetale Sekretionsrichtung beginnt zu überwiegen, und es kommt von neuem innerhalb der Epithelzellen zur Stauung des chromophoben Kolloides.

Während der Periode der gesteigerten Entleerung des Lumenkolloides reichen wahrscheinlich die intrazellulären Fermente nicht mehr aus, um das sich stets innerhalb der Zellen neu bildende chromophile Kolloid sofort aufzulösen. Durch das Zusammenfliessen dieser anfänglich winzig kleinen Kolloidtröpfchen bilden sich innerhalb der Zellen Tropfen oder unregelmässige, schollenähnliche Gebilde. Sowohl Grant (1931/1932) *(Ambystoma opacum* und *Ambystoma jeffersonianum)* als auch Aleschin (1936) *(Rana temporaria* L.*)* konnten während der gesteigerten Absonderung und während der "Wiederfüllung der Follikel" intrazelluläres Kolloid feststellen. Viele dieser Tropfen werden früher oder später, wenn sie mit Fermenten in Berührung kommen, am Orte ihrer Entstehung auf die gleiche Art wie das Lumenkolloid aufgelöst (vergleiche Abb. 43 a u. b). Bei *Rana temporaria* wird zur Zeit der höchsten Aktivität der Schilddrüse das Zellkolloid besonders auffallend vakuolisiert, während bei *Salamandra* kurz nach dieser Periode die Auflösung von intrazellulären Kolloidtropfen besonders schön zu beobachten ist. Die restlichen Kolloidtröpfchen werden im Laufe der Metamorphose und Postmetamorphose allmählich aufgelöst, und die chromophobe Phase des Kolloides verlässt die Zellen wahrscheinlich durch die Basalmembran oder via Interzellularspalten. Ob aus der chromophoben Phase des Kolloides auch dünnflüssiges entstehen kann und also bei der "Wiederfüllung

der Follikel" mithilft, ist schwierig zu entscheiden. Nach ALESCHIN (1936) erfolgt die Auflösung des intrazellulären Kolloides am basalen Zellrande, und er nimmt deshalb an, dass das aufgelöste Kolloid die Zelle durch die Basalmembran verlässt. Bei *S. sal.* konnte ich aber die Vakuolisation dieses Kolloides meist im apikalen Felde der Zellen feststellen. Es ist also möglich, dass dieses chromophobe Kolloid an der "Wiederfüllung der Follikel" teilnehmen kann. In den ersten Tagen der "Wiederfüllungsperiode" (Stad. +3 bis +5) sind die Follikelzellen überhaupt stark vakuolisiert, und die Kolloidvakuolen sind öfters ebenso zahlreich wie in der Periode der stärksten Kolloidausschüttung (Stad. —6 bis 0), obschon eine Kolloidzunahme festgestellt werden kann. UHLENHUTH findet bei *Ambystoma opacum* während dieser Periode ebenfalls eine grosse Zahl "Randvakuolen". Die Kolloidvakuolen dieser Phase können aber unmöglich durchwegs Resorptionsvakuolen sein, sonst müsste ja die Entleerung der Follikel weiterschreiten. ALESCHIN (1936) beobachtet bei *Rana temporaria* in der gleichen Periode ein Abnehmen der "Vakuolen", und deshalb deutet er sämtliche "Kolloidvakuolen" als "Resorptionsvakuolen". Bei *Ambystoma opacum* und *S. sal.* liegt dagegen die Vermutung nahe, dass während der "Wiederfüllung der Follikel" intrazelluläres chromophobes Kolloid in das Lumen abgegeben wird und als Vorstufe des chromophilen Kolloides betrachtet werden muss. Die "kommunizierenden Vakuolen" (UHLENHUTH 1927) während der Umwandlung müssen ebenfalls in diesem Zusammenhang betrachtet werden. WINIWARTER (1935) kommt auf Grund seiner Untersuchungen an *Cavia cobaya* sogar zum Schluss, dass das chromophobe Kolloid überhaupt die Vorstufe des azidophilen Kolloides sei, und er bezweifelt deshalb die Bedeutung ihres Auftretens für die Abschätzung der Entleerungsaktivität. Bei den Amphibien ist aber während der Metamorphose das Gegenteil zu beweisen. "Resorptionsvakuolen" (chromophobes Kolloid) und Kolloidentleerung sind zwei untrennbare Begriffe. Auch bei den mit thyreotropem H. V. L. Hormon aktivierten Schilddrüsen kann dieser Zusammenhang festgestellt werden. Diese Befunde schliessen aber die Möglichkeit nicht aus, dass trotzdem zu gewissen Zeiten von den Follikelzellen chromophobes Kolloid ins Lumen abgegeben werden kann und in Form von "Randvakuolen", bevor es sich zu chromophilem Kolloide synthetisiert, sichtbar wird. Vorderhand

müssen aber, bis weitere Indizien vorliegen, in der Mehrzahl der Fälle die Randvakuolen als "Resorptionsvakuolen" (die chromophobe Phase des chromophilen Kolloides enthaltend) angesehen und mit der Kolloidentleerung in Zusammenhang gebracht werden. Um Klarheit über die wahre Bedeutung der Kolloid- oder Randvakuolen zu erhalten, muss in Zukunft der Periode der "Wiederfüllung der Follikel" erhöhte Aufmerksamkeit geschenkt werden.

ZUSAMMENFASSUNG.

I. Teil.

1. 548 Feuersalamander der Umgebung von Reigoldswil, Basler Jura 500 m ü. M., wurden auf das zahlenmässige Verhältnis der Geschlechter hin untersucht. Auf 138 Weibchen fallen 410 Männchen.

2. 6 verschiedene Embryonalstadien werden beschrieben und mit photographischen Dokumenten belegt.

3. In der Gegend um Reigoldswil scheinen die Eier von *S. sal.* Ende Juni befruchtet zu werden. Ende August bis Anfangs September erreichen die Embryonen Stadium 6; sie sind durch die langen, zarten Kiemenästchen (5--7 mm. lang) charakterisiert. Mitte September verkürzen sich die Kiemenästchen, und die Kiemen erhalten dadurch ein fiederartiges, plumpes Aussehen. Von Mitte Oktober bis zum Frühjahr sind keine auffallenden Veränderungen mehr wahrzunehmen.

4. Der Dottergehalt der uterinen Spätstadien wird bestimmt. Er ermöglicht eine eindeutige, allerdings willkürliche Definition von Embryonal- und Larvenperiode sowie die Unterteilung der uterinen Larven (Kuhn 1933: Stadium III) in Winter-, Frühlings- und Sommerlarven.

5. Die Ergebnisse von Kammerer's Anpassungsversuchen müssen meines Erachtens stark bezweifelt werden. Mit Laura Kaufman (1913) bin ich der Ansicht, dass degenerierende Embryonen oder unentwickelte Eier keinen Anteil an der Ernährung der uterinen Larven nehmen. Trockengewichtsbestimmungen an Embryonen legen klar, dass der mütterliche Anteil an der Entwicklung von *Salamandra salamandra* L. allein in der Lieferung von Wasser und

Sauerstoff besteht. Die Viviparität zeigt infolgedessen keine tiefgreifenden Aenderungen des Typus der Ontogenese gegenüber den oviparen Formen.

6. Die Umwandlung der Larven von *S. sal.* ist charakterisiert durch eine grosse Regelmässigkeit im Ablaufe der einzelnen Resorptions- und Aufbauprozesse. Dieser Umstand ermöglicht die Festlegung von Umwandlungsstadien und zwar: Praemetamorphose-, Metamorphose- und Postmetamorphosestadien.

Das Zurückweichen des ventralen und dorsalen Flossensaumrandes, sowie die 1. Häutung erwiesen sich als besonders regelmässig verlaufende und gut bestimmbare Merkmale, weshalb sie zur Markierung dieser Umwandlungsstadien verwendet werden.

Zur qualitativen, quantitativen und zeitlichen Erfassung der Umwandlungsvorgänge werden die verschiedensten Abbau- und Aufbauprozesse unter Mithilfe der aufgestellten Stadien einer Analyse unterzogen und die Grenzen ihres Schwankens unter natürlichen Umständen bestimmt.

7. Die Metamorphoseperiode von *Salamandra salamandra* L. dauert bei einer Temperatur von ungefähr 20° C ca. 16 Tage. Wird die Praemetamorphoseperiode noch einbezogen, so braucht die Larve von den frühesten äusserlich sichtbaren Veränderungen bis zur "fertigen" Umwandlung in den jungen Salamander ungefähr 25 Tage.

8. Weiterhin untersuchte ich den Einfluss von Milieuveränderungen auf den Ablauf der Umwandlung.

Von einem gewissen Larvenstadium an (Larven von 51 mm Länge wurden untersucht) sind die Larven im Stande, sich trotz Hunger umzuwandeln. Der Verlauf der Praemetamorphose und Metamorphose ist normal. Trotz starker Abmagerung werden die Umwandlungsstadien (mit Ausnahme der Färbung) in ihrem harmonischen Ablaufe nicht gestört. Die Verkürzung einzelner Resorptionsprozesse (Flossensaum, Verschluss der Kiemenspalten) ist auf die bereits vor der Umwandlung zehrende Einwirkung des Hungerns zurückzuführen.

Der zeitliche Ablauf der Umwandlungsprozesse ist weitgehend von der Wassertemperatur abhängig. Allgemein kann gesagt werden, dass bei den verschiedenen Prozessen der Umwandlung, die durch Messungen in Kurvenform dargestellt wurden, sich bei Temperaturen von ungefähr 25° C bis ca 8° C stets der gerade

Teil der Kurven nach der Van t'Hoffschen Regel verhält, während die gekrümmten Kurvenanfänge und Kurvenenden eine grössere Verzögerung bezw. geringere Beschleunigung erfahren.

In Temperaturen von 0°—5° C können sich die Larven überhaupt nicht mehr entwickeln. Die Praemetamorphose und die Metamorphose werden unterbrochen. Werden solche Tiere aber wiederum in erhöhte Temperaturen gebracht, so wird die Umwandlung weitergeführt, als ob sich die Larven nicht in diesen tiefen Temperaturen aufgehalten hätten.

Werden die Larven verhindert "An Land zu gehen", so hängt der frühe oder späte Eintritt des Todes vor allem von der Grösse des Tieres und von der Wassertemperatur ab. Ein Aufenthalt in Temperaturen von ca. 10° C oder tiefer hat trotz Umwandlung der Larven kein Ableben derselben zur Folge (S. 482).

II. Teil.

1. Die Schilddrüse von *Salamandra salamandra* L. durchläuft in ihrer Entwicklung nachfolgende Etappen:

a) Bildung der Schilddrüsenknospe	6,5—7 mm
b) Lostrennung vom Perikard	ca. 11 mm
c) Erythrocyten in der dem Schilddrüsenzapfen seitlich anliegenden *Arteria hyomandibularis* .	10—11 mm
d) Beginn der kaudalen Aufspaltung des Schilddrüsenkolbens	12—12,5 mm
e) Lostrennung vom Mundboden	ca. 14 mm
f) Lostrennung der beiden Lappen	17—18 mm
g) Auftreten der ersten Kolloidtröpfchen (Follikelbildung)	17—18 mm
h) Verschwinden der letzten Dotterschollen aus dem Schilddrüsenkomplex	18—19 mm
i) Auftreten der ersten einwandfreien intrafollikulären Kolloid- oder Randvakuolen	18—20 mm

Bei *S. sal.* müssen zwei Arten akzessorischer Schilddrüsen je nach ihrer Herkunft unterschieden werden (siehe S. 494).

2. Zur Zeit der Reduktion der embryonalen Kiemenfäden (Embryolänge 28—31 mm) zeigt die Schilddrüse deutlich erhöhte Aktivität. Bei *S. sal.* kann man also ähnlich wie bei den Anuren von einer Prometamorphose sprechen. Entgegen der Ansicht von

Sklower (1925) sind demnach die Metamorphose der Anuren und diejenige der Urodelen gleich zu bewerten.

3. Mit Beginn des winterlichen Kälteeinbruches (Ende Oktober) tritt die Schilddrüse in eine Ruheperiode ein; die Struktur der Schilddrüse bleibt während des Winters annähernd gleich (S. 498). Sie besitzt die Struktur einer sich in voller Aktivität befindenden Schilddrüse. Die tiefe Temperatur (0°—5° C) verhindert aber die Abgabe entsprechender Kolloidmengen.

Mit dem Zunehmen der Temperatur gegen das Frühjahr erhält die Schilddrüse einen neuen Impuls. Zur Zeit der Ablage der Larven (März—April) ist die Schilddrüse im Zustande voller Aktivität. Mitosen sind häufig. Das Schilddrüsenkolloid färbt sich bis zu dieser Entwicklungsperiode mit Azan stets homogen blau.

4. Sommerlarven besitzen entsprechend dem ausgesprochenen Hungerzustande dieser Tiere inaktive Schilddrüsen (S. 502).

5. Abnorme Aussentemperaturen haben auf die Schilddrüse der Larven einen morphologisch nachweisbaren Einfluss.

Die Beobachtung von Hartwig (1936), dass die Schilddrüse in extremer Kälte entsprechend der Dauer der Einwirkung wenig oder gar kein Kolloid enthält, kann ich nicht bestätigen. Ebenfalls fand ich keine Spezifität der Wärmereaktion. Durch Hunger wird, allerdings oberhalb einer gewissen Temperaturgrenze (ca. 15° C), derselbe Effekt erzielt. Erhöhte Temperatur kann die chromophoben Vakuolen rascher zum Verschwinden bringen. Je tiefer die Temperaturen sind, um so langsamer verschwinden die chromophoben Vakuolen, und in Temperaturen von 0°—5° C sind ihre Anzahl und ihre Grösse trotz Hunger kaum mehr zu verändern.

6. Während der larvalen Periode (Weiterentwicklung in Wasser) herrscht die zentripetale Sekretionsrichtung vor; die Follikel vergrössern sich, und das aufgespeicherte Kolloid färbt sich vorwiegend violett — rot — orange.

7. Ungefähr 8 Tage vor der Praemetamorphose wird die Schilddrüse aktiviert. Bis zur Praemetamorphose und während derselben steigert sich die Kolloidabgabe allmählich, ohne dass aber die grösseren Follikel merklich an Lumenkolloid einbüssen. Erst mit Beginn der Metamorphose (Stadium —6) setzt die eigentliche Entleerung ein und hält bis zu Stadium 0 bis +1 an. Innerhalb

von 6—7 Tagen nimmt also das Lumenkolloid merklich ab. Gleichzeitig vergrössern sich die Follikelzellen sehr stark. Stets bleibt in den grösseren Follikeln ein kleinerer oder grösserer Teil des Kolloides zurück. Auf Stadium +3 bis +4 beginnen sich die Follikel wieder mit Kolloid anzufüllen, und mit Beginn der Postmetamorphose (ca. Stadium +11) sind die meisten Follikel bereits gefüllt.

8. Im Verhalten der Schilddrüse der Postmetamorphosestadien bei fortgesetztem Hungern kann eine vollständige Parallelität zum Verhalten der Schilddrüse der Hungerlarven festgestellt werden.

9. Die Hypothese von Aleschin (1936) über den Vorgang der Kolloidentleerung kann ich stützen und erweitern.

a) Die Schilddrüsenzelle erzeugt nur eine Art von Kolloid, nämlich das chromophile. Dieses färbt sich mit Azan blau. Durch Speicherung, Hungerwirkung und andere noch unbekannte Faktoren kann dieses dünnflüssige Kolloid in einen dickflüssigen Zustand übergeführt werden, so dass es sich mit Azan violett — rot — orange färbt (dickflüssige Phase des chromophilen Kolloides). Bei der Entleerung des Lumenkolloides wird wahrscheinlich durch Fermente, die von den Follikelzellen ausgeschieden werden, das dickflüssige Kolloid in die dünnflüssige und schliesslich in die chromophobe, transportfähige Phase übergeführt, welche den Follikel transzellulär verlässt. Die Kolloid- oder Randvakuolen (chromophobe Vakuolen) sind die Auflösungsstellen und werden ebenfalls öfters die chromophobe Phase des chromophilen Kolloides repräsentieren. Zur Zeit der gesteigerten Ausschüttung des Lumenkolloides entmischt sich diese transportfähige Phase des Kolloides vom Follikelplasma und wird deshalb innerhalb der Zellen in Form von "Andersson-Vakuolen" und unregelmässigen chromophoben Bezirken sichtbar.

b) Kurz vor der Praemetamorphose wird nicht nur der "Entleerungsmechanismus" der Schilddrüse in Gang gebracht, sondern gleichzeitig werden die Follikelzellen zur Bildung von chromophilem Kolloid angeregt. Dieses chromophile Kolloid synthetisiert sich infolge der zentrifugalen Sekretionsrichtung bereits innerhalb der Follikelzellen und wird in Form von Tröpfchen und Schollen sichtbar (intrazelluläres chromophiles Kolloid). Meist wird aber dieses Kolloid in statu nascendi in die chromophobe Phase über-

geführt und gelangt so durch die Basalmembran in die Blutbahnen. Die intrazellulären Kolloidtropfen- und Schollen werden auf die gleiche Weise wie das Lumenkolloid aufgelöst. Aehnlich wie die dünnflüssige Phase des chromophilen Kolloides in die dickflüssige Phase übergeführt werden kann, so scheint es wahrscheinlich, dass gelegentlich auch die chromophobe Phase des chromophilen Kolloides in die dünnflüssige, mit Azan sich blau färbende Phase umgewandelt werden kann.

ZEICHENERKLÄRUNG ZU DEN ABBILDUNGEN

A.V.	Andersson-Vakuolen.
B.g.	Bindegewebe.
Ch.	Chorda.
d.K.	dünnflüssiges Kolloid.
E.	Erythrocyten.
F.e.	Follikelepithel.
1.Hs.	1. Häutungsschicht.
Hz.	Herzanlage.
i.ch.K.	intrazelluläres chromophobes Kolloid.
i.Ktr.	intrazelluläre Kolloidtropfen.
Ka.	Kapillare.
k.V.	kommunizierende Vakuole.
K.V.	Kolloid-Vakuole, Randvakuole.
L.Z.	Leydig'sche Zellen.
m.	Epithelzelle in mitotischer Teilung.
n.E.	nukleärer Einschluss.
n.S.	nukleäre Substanz.
Pd.	Perikard.
P.K.	Pyknotischer Kern.
Th.	Thyreoidea.
V.D.	Vorderdarm.
z.K.	zähes, dickflüssiges Kolloid.

LITERATUR

1935. Aleschin, B. *La métamorphose des amphibiens comme l'effet morphogénétique de la glande thyroïde.* Bull. d'Histologie, Bd. 12.

1935. —— *La colloïde intracellulaire dans les cellules thyroïdiennes.* Ibid., Bd. 12.

1936. —— *Die Schilddrüse in der Entwicklung und in der Metamorphose von Rana temporaria.* Acta Zoologica ,Bd. 17.

1918. Baldwin, F. M. *Pharyngeal derivatives of Amblystoma.* Journ. Morphol., Bd. 30.

1880. Benecke, B. *Ueber die Entwicklung des Erdsalamanders.* Zoolog. Anzeiger, Bd. 3.

1926. Berweger, L. *Die Entwicklung der pigmentführenden Zellen in der Haut von Salamandra.* Ztschr. mikr. anat. Forschung, Bd. 7.

1908. Bialaszewicz, K. *Beiträge zur Kenntnis der Wachstumsvorgänge bei Amphibienembryonen.* Bull. internat. Acad. Sci. Cracovie, math. et nat. , S. 783—835.

1935. Blount, R. F. *Size relationships as influenced by pituitary rudiment implantation and exstirpation in the Urodele embryo.* Journal of exper. Zoölogy, Bd. 70.

1879. Born, G. *Ueber Versuche, Eier von Salamandra maculata und Anguis fragilis ausserhalb des Leibes der Mutter aufzuziehen.* Zoolog. Anzeiger, Bd. 2.

1885. Chauvin, M. v. *Ueber die Verwandlungsfähigkeit des mexikanischen Axolotl.* Ztschr. f. wiss. Zoologie, Bd. 41.

1924. Dennert, W. *Ueber den Bau und die Rückbildung des Flossensaumes bei den Urodelen.* Ztschr. Anat. u. Entw. Gesch. I. Abt. Ztschr. ges. Anat., Bd. 72.

1902. Drüner, L. *Studien zur Anatomie der Zungenbein-, Kiemenbogen- und Kehlkopfmuskulatur der Urodelen.* I. Teil. Zool. Jahrb. Bd. 15.

1935. Eggert, B. *Zur Morphologie und Physiologie der Eidechsenschilddrüse.* I. *Das jahreszeitliche Verhalten der Schilddrüse von Lacerta agilis* L., *L. vivipara Jacq. und L. muralis Laur.* Ztschr. f. wiss. Zoologie, Bd. 147.

1910. Eycleshymer, A. C., and James Wilson. *Normal plates of the development of Necturus maculatus.* Keibel, F. Normentafeln zur Entwicklungsgeschichte der Wirbeltiere. Heft. 11.

1928. Fahrenholz, Curt. *Hohe Zahl der Jungen beim Feuersalamander.* Blätter f. Aquarien- u. Terrarien- Kunde, S. 366. Stuttgart, Bd. 39.

1934. Francis, E. T. B. *The anatomy of the Salamander.* Oxford at the Clarendon Press.

1920. Frisch, K. v. *Ueber den Einfluss der Bodenfarbe auf die Fleckenzeichnung des Feuersalamanders.* Biolog. Centralblatt, Bd. 40.

1928. Geyer, W. *Vollmolchgebären auch bei Salamandra maculosa f. molleri.* Blätter f. Aquarien- u. Terrarien-Kunde, Bd. 39, Stuttgart.

1925. Glaesner, L. *Normentafel zur Entwicklungsgeschichte des gemeinen Wassermolches (Molge vulgaris).* Keibel, F. Normentafeln zur Entwicklungsgeschichte der Wirbeltiere, Heft. 14.

1930 *a*. Grant, Madeline. *Diagnostic stages of Urodele metamorphosis. With references to Amblystoma punctatum and Triturus viridescens.* Anat. Record, Bd. 45.

1930 *b*. —— *The release of follicular colloid from the thyroid of Amblystoma larvae following heteroplastic anterior pituitary implants.* Anat. Record, Bd. 47 (abstract).

1930 *c*. —— *The release of follicular colloid from the thyroid of Amblystoma larvae during diagnostic stages of metamorphosis.* Anat. Record, Bd. 47 (abstract).

1931/32 *a*. —— *Diagnostic stages of metamorphosis in Amblystoma jeffersonianum and Amblystoma opacum.* Anat. Record, Bd. 51.

1931/32 *b*. —— *The mecanism of colloid release from the urodele thyroid during diagnostic stages of metamorphosis (Amblystoma jeffersonianum, Amblystoma opacum).* Anat. Record, Bd. 51.

1909. Grochmalicki, J. *Ueber Missbildungen von Salamanderlarven im Mutterleib.* Arch. Entw. Mechanik, Bd. 28.

1895. Grœnroos, H. *Zur Entwicklungsgeschichte des Erdsalamanders (S. maculosa).* Anat. Hefte, 18. Hft. (6. Bd., 2. Hft.).

1936. Hagen, Friedr. v. *Die wichtigsten Endokrinen des Flussaals. Thyreoidea, Thymus und Hypophyse im Lebenszyklus des Flussaals (Anguilla vulgaris); nebst einigen Untersuchungen über das chromophile und chromophobe Kolloid der Thyreoidea.* Zoolog. Jahrbücher (Abt. f. Ontogenie und Anatomie der Tiere), Bd. 61.

1936. Hartwig, H. *Ueber die Beziehungen zwischen Schilddrüse und Entwicklung bei Salamanderlarven unter dem Einfluss verschiedener Temperaturen.* Arch. Entw. Mechanik, Bd. 134.

1933. Hecht, G. *Zur Geographie und Oekologie des Feuersalamanders, Salamandra salamandra (Linnaeus).* Mitt. zoolog. Mus. Berlin, Bd. 19.

1925. Herbst, C. *Beiträge zur Entwicklungsphysiologie der Färbung und Zeichnung der Tiere.* I. *Der Einfluss gelber, weisser und schwarzer Umgebung auf die Zeichnung von Salamandra maculosa.* Abh. d. Heidelberger Akad. d. Wiss., 5—8.

1924. —— Id. II. *Die Weiterzucht der Tiere in gelber und schwarzer Umgebung.* Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. 102.

1924. Himmer, A. *Untersuchungen über den physiologischen und morphologischen Farbwechsel bei Amphibien.* Archiv. f. mikrosk. Anat., Bd. 100.

1928/29. Hirsch, G. *Metamorphose, Brunst, Neotenie und Schilddrüse bei Triton taeniatus.* Mikrokosmos, Jahrg. 22.

1894. Hürthle, K. *Beiträge zur Kenntnis des Sekretionsvorganges in der Schilddrüse.* Pflügers Archiv., Bd. 56.

1921. Jöhnk, J. H. *Fressen Urodelen ihre Haut?* Blätter f. Aquarien- u. Terrarien-Kunde, Bd. 32 (Stuttgart).

1904. Kammerer, P. *Beitrag zur Erkenntnis der Verwandtschaftsverhältnisse von S. atra und maculosa.* Arch. f. Entw. Mechanik, Bd. 17.

1913 *a*. Kaufman, Laura. *Ueber Degenerationserscheinungen während der intrauterinen Entwicklung bei Salamandra maculosa.* Arch. f. Entw. Mechanik, Bd. 37.

1913 *b*. —— *Die Degenerationserscheinungen während der intrauterinen Entwicklung bei Salamandra maculosa.* Anzeiger d. Akademie in Krakau (math.-nath. Kl.).

1934. Klumpp, W. und Eggert, B. *Die Schilddrüse und die branchiogenen Organe von Ichthyophis glutinosus* L. Ztschr. f. wiss. Zoologie, Bd. 146.

1914. Kornfeld, W. *Abhängigkeit der metamorphotischen Kiemenrückbildung vom Gesamtorganismus der Salamandra maculosa.* Arch. f. Entw. Mechanik, Bd. 40.

1925. Kuhn, O. *Schilddrüsenfunktion und Neotenie bei Urodelen.* Biolog. Centralblatt, Bd. 45.

1933. —— *Ueber morphogenetische Schilddrüsenhormonwirkungen in frühen Entwicklungsstadien.* Nachr. Ges. Wiss. Göttingen, Math.-physik. Kl. Fachgruppe VI (Biologie), Nr. 7.

1902. Livini, F. *Organi del sistema timo-tiroideo nella Salamandrina perspicillata.* Arch. Ital. Anat. Embr. Firenze, Bd. 1.

1908. Marcus, H. *Beiträge zur Kenntnis der Gymnophionen. I. Ueber das Schlundspaltengebiet.* Arch. f. mikrosk. Anatomie, Bd. 71.

1929. Marx, Lore. *Entwicklung und Ausbildung des Farbkleides beim Feuersalamander nach Verlust der Hypophyse.* Arch. f. Entw. Mechanik, Bd. 114.

1935. —— *Bedingungen für die Metamorphose des Axolotls.* Ergebnisse der Biologie, Bd. 11.

1934. Matthes, E. *Bau und Funktion der Lippensäume wasserlebender Urodelen.* Ztschr. f. Morph. u. Oekol. d. Tiere, Bd. 28.

1888. Maurer, Fr. *Schilddrüse, Thymus und Kiemenreste der Amphibien.* Morphol. Jahrb. Bd. 13.

1936. Meisenheimer, Marianne. *Die jahrescyclischen Veränderungen der Schilddrüse von Rana temporaria L. und ihre Beziehungen zur Häutung.* Ztschr. f. wiss. Zoologie, Bd. 148.

1904. Muthman, E. *Ueber die erste Anlage der Schilddrüse.* Anat. Hefte, Bd. 26.

1923. Næf, A. *Ein Stück Versuchsprotokoll.* Neue Zürcherzeitung, 25. Nov.

1926. Opacki, J. *Entwicklung der Amphibienlarvenhaut in verschiedenen Milieus. (Leydig'sche Zellen als M'Kriterium.)* Compt. rend. hebd. des Séances et Mém. de la Société de Biol. 2.

1880. Pfitzner, W. *Untersuchungen über Bau and Entwicklung der Epidermis des gefleckten Salamanders.* Morphol. Jahrb., Bd. 6.

1896. Platt, Julia, B. *The development of the thyroid and supra-pericardial bodies in Necturus.* Anat. Anzeiger, Bd. 11.

1933. Reisinger, E. *Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen am Amphibienvorderdarm. Gleichzeitig ein Beitrag zur Keimblattspezifität und zur prospektiven Bedeutung des Mesektoderms.* Arch. f. Entw. Mechanik, Bd. 129.

1854. Rusconi, M. *Histoire naturelle, développement et métamorphose de la Salamandre terrestre.* Pavie.

1935. Sanders, J. M. *The development of the thyroid gland in Urodeles.* Journ. of Morphol., Bd. 57.

1902. Schaper, A. *Beiträge zur Analyse des tierischen Wachstums. I.* Roux's Archiv, Bd. 14.

1875. Schreiber, E. *Herpetologia Europaea.* Braunschweig. (2. Auflage, Jena, 1912).

1896. Schwalbe, G. *Zur Biologie und Entwicklungsgeschichte von Salamandra atra und maculosa.* Ztschr. f. Biologie, Abt. 2, Bd. 34.

1933. Severinghaus, A. *Cytological observations on secretion in normal and activated thyroids.* Ztschr. f. Zellforsch., Bd. 19.

1928. Shumway, W. und J. M. Sanders. *Development of the thyroid in Necturus.* Anat. Record, Bd. 41 (abstract).

1925. Sklower, A. *Das incretorische System im Lebenscyclus der Frösche. I. Schilddrüse, Hypophyse, Thymus und Keimdrüsen.* Ztschr. f. vergl. Physiologie, Bd. 2.

1889. Stüve, R. *Beitrag zur Kenntnis des Baues der Eileiterdrüsen bei den Amphibien.* Arch. f. mikrosk. Anatomie, Bd. 34.

1932. Theis, A. *Histologische Untersuchungen über die Epidermis im Individualcyclus von Salamandra maculosa* L. Ztschr. f. wiss. Zoologie, Bd. 140.

1913. Uhlenhuth, E. *Die synchrone Metamorphose transplantierter Salamander-Augen.* Arch. f. Entw. Mechanik, Bd. 36.

1927. —— *Die Morphologie und Physiologie der Salamander-Schilddrüse. I. Histologisch-embryologische Untersuchung des Sekretionsprozesses in den verschiedenen Lebensperioden der Schilddrüse des Marmorsalamanders, Ambystoma opacum.* Arch. f. Entw. Mechanik, Bd. 109.

1928. —— *Die Sekretionsvakuolen und Sekretionskörner in der frischen Schilddrüse des amerikanischen gefleckten Salamanders und des Tigersalamanders.* Ztschr. f. Zellforsch., Bd. 7.

1929. Vilas, Erna. *Ueber die Regeneration der äusseren Kiemen bei Salamandra maculata.* Arch. f. Entw. Mechanik, Bd. 115.

1931. Vrtel, S. *Histologische Untersuchungen über die Schilddrüse. I. Selachierschilddrüse.* Bull. intern. Ac. Polon. Cracovie, Bd. 2.

1890. Wiedersheim, R. *Beiträge zur Entwicklungsgeschichte von Salamandra atra.* Arch. f. mikrosk. Anatomie, Bd. 36.

1935. Winiwarter, H. de. *Signification des vacuoles de la colloïde thyroïdienne.* Soc. Biol., Paris 120, S. 785-787.

1928 *a*. Wolterstorff, W. *Vollmolch-gebärende Feuersalamander aus Oviedo.* Blätter f. Aquarien- und Terrarien-Kunde, Bd. 39. S. 132—133, Stuttgart.

1928 *b*. —— *Vollgebären auch bei Salamandra maculosa f. molleri.* Ibid., S. 278, Bd. 39.

1932. Wunder, W. *Nestbau und Brutpflege bei Amphibien.* Ergebnisse der Biologie, Bd. 8.

1910. Wunderer, H. *Die Entwicklung der äusseren Körperform des Alpensalamanders (Salamandra atra* Laur.*).* Zoolog. Jahrb. Anat., Bd. 29.

1928. Zawadowsky, B. und L. P. Liptschina. *Ueber die Anwendung der Metamorphosereaktion beim Axolotl zur Standardisierung des Hormons der Schilddrüse.* Ztschr. f. d. ges. experim. Medizin, Bd. 62.